580
N9
v. 3²

QK45
.S24
Bd.3
Th.2

THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PRO SCIENTIA POPULIQUE SALUTE
1891
LIBRARY

ASHTON ALLIS
HIS BOOK

Some plant names published herein and which appear in Gray's Manual, 7th ed.

, p. 409 Fagaceae

ENCYKLOPÆDIE

DER

NATURWISSENSCHAFTEN

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. W. FÖRSTER, PROF. DR. A. KENNGOTT,
PROF. DR A. LADENBURG, DR. ANT. REICHENOW,
PROF. DR. SCHENK, GEH. SCHULRATH DR. SCHLÖMILCH,
PROF. DR. W. VALENTINER, PROF. DR. A. WINKELMANN,
PROF. DR. G. C. WITTSTEIN.

I. ABTHEILUNG.

I. THEIL:

HANDBUCH DER BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

PROFESSOR DR. A. SCHENK.

BRESLAU,
VERLAG VON EDUARD TREWENDT.
1887.

HANDBUCH

DER

BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

PROFESSOR DR. A. SCHENK.

UNTER MITWIRKUNG

VON

PROF. DR. DETMER ZU JENA, PROF. DR. DRUDE ZU DRESDEN,
PROF. DR. FALKENBERG ZU ROSTOCK, PROF. DR. A. B. FRANK ZU BERLIN,
PROF. DR. GOEBEL ZU MARBURG, PROF. DR. HABERLANDT ZU GRAZ,
DR. HERMANN MÜLLER (†), PROF. DR. E. PFITZER ZU HEIDELBERG,
PROF. DR. SADEBECK ZU HAMBURG, DR. A. ZIMMERMANN ZU LEIPZIG,
PROF. DR. W. ZOPF ZU HALLE.

MIT 126 HOLZSCHNITTEN.

DRITTER BAND

ZWEITE HÄLFTE.

BRESLAU,
VERLAG VON EDUARD TREWENDT.
1887.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL

QK45
.S24
Bd. 3
Th. 2

Das Recht der Uebersetzung bleibt vorbehalten.

Inhaltsverzeichniss.

I. Die Pilzthiere oder Schleimpilze

von Dr. W. Zopf.

Seite

Einleitung. Verhältniss der Monadinen und Eumycetozoen zu einander. — Stellung der Gesammtgruppe der Mycetozoen im System der Organismen. — Allgemein-biologische Verhältnisse 1

Uebersicht der lebenden Substrate der Monadinen 4

Abschnitt I.

I. Die vegetativen Zustände 7
- 1. Das Schwärmerstadium 7
  - A. Structur 7
    - a) Plasma 7
    - b) Kern 8
    - c) Cilien 8
    - d) Vacuolen 9
  - B. Nahrungsaufnahme 10
  - C. Theilung 10
  - D. Verbreitung der Schwärmerbildung 12
- 2. Das Amoebenstadium 13
  - A. Structur 13
    - a) Plasma 13
    - b) Kern 15
    - c) Vacuolen 16
    - d) Accessorische Inhaltsbestandtheile 17
  - B. Theilung 18
  - C. Nahrungsaufnahme 20
  - D. Bewegungsart 21
  - E. Verbreitung der Amoebenform 21
  - F. Verhältniss der Amoebenform zur Zoosporenform 21
  - G. Verbreitung der Amoebenform bei anderen Organismen 22
- 3. Plasmodienstadium 22
  - 1. Das Pseudoplasmodium oder Aggregatplasmodium 23
  - 2. Das Fusionsplasmodium 25

Seite
A. Vorkommen 25
B. Entstehungsmodus 25
C. Structur 28
a) Wesentliche Theile 28
b) Accessorische Bestandtheile 29
D. Form und Grösse 30
E. Bewegungsfähigkeit 30
F. Theilungsfähigkeit und Theilbarkeit 31
G. Nahrungsaufnahme und Abscheidung 31
H. Dauer des Zustandes 31
I. Vorkommen von Plasmodien bei anderen Organismen 32
II. Die fructificativen Zustände 32
I. Cystenbildung 33
A. Zoocysten 33
1. Zoosporen bildende Cysten 34
a) Structur 34
b) Gestalt, Grösse 35
c) Entleerungsmodus 35
2. Amoeben bildende Zoocysten 36
a) Gestalt 36
b) Grösse 36
c) Bau 36
d) Entleerungsmodus 38
B. Sporocysten 39
1. Bau der Sporocysten im Allgemeinen 39
A. Die Hülle 39
B. Stiel, Columella, Hypothallus 41
C. Capillitium 43
1. Die Stereonemata der Stereonemeen 43
2. Die Stereonemata der Peritrichineen 46
3. Die Coleonemata 48
D. Sporen 51
1. Gestalt, Grösse, Zahl, Bau 51
2. Keimung 54
II. Das Plasmodiocarp 57
III. Der Fruchtkörper 58
IV. Entwicklungsweise der Sporenfrucht 61
A. Entwicklung der einfachen Sporocyste 61
B. Entwicklung der Aethalien 64
C. Fructification in nackten Fortpflanzungszellen 66
D. Fructification in Conidien 69

Abschnitt II. Physiologie.

I. Bestandtheile des Mycetozoenkörpers 70
II. Verhalten gegen physikalische Agentien 77
1. Verhalten gegen Temperaturen 77
2. Verhalten gegen Electricität 79
3. Verhalten zum Licht 80
4. Verhalten zur Schwerkraft 82
5. Verhalten gegen den richtenden Einfluss des Wassers 82
6. Verhalten gegen Vertheilung der Feuchtigkeit im Substrat 82
7. Verhalten gegen andere mechanische Einwirkungen 83
8. Trophotropismus 83

Seite
III. Verhalten gegen chemische Agentien 84
1. Verhalten gegen Gase 84
A. Verhalten gegen Sauerstoff 84
B. Verhalten gegen Kohlensäure 87
C. Verhalten gegen andere Gase 87
IV. Wirkungen der Mycetozoen auf das Substrat 88
V. Hemmungsbildungen 89
1. Microcysten 90
2. Macrocysten 92
3. Sclerotien 92
VI. Physiologische Bedeutung der Capillitien 93

Abschnitt III. Systematik 95

Erste Abtheilung. Die Monadinen.

I. Monadineae azoosporeae 99
Familie 1. Vampyrellaceae 99
Genus 1. Vampyrellidium ZOPF 99
Genus 2. Spirophora 101
Genus 3. Haplococcus ZOPF 102
Genus 4. Vampyrella 103
Genus 5. Leptophrys HERTW. und LESSER 109
Familie 2. Bursullineen 111
Genus 1. Bursulla SOROK. 111
Familie 3. Monocystaceae 112
Genus 1. Myxastrum HAECK. 113
Genus 2. Enteromyxa CIENK. 113
II. Monadineae zoosporeae 115
Familie 1. Pseudosporeen 115
Gattung 1. Colpodella CIENK. 115
Gattung 2. Pseudospora CIENK. 117
Gattung 3. Protomonas CIENK. 120
Gattung 4. Diplophysalis ZOPF 124
Famile 2. Gymnococcaceen 126
Gattung 1. Gymnococcus ZOPF 126
Gattung 2. Aphelidium ZOPF 127
Gattung 3. Pseudosporidium ZOPF 128
Gattung 4. Protomyxa HAECK. 128
Familie 3. Plasmodiphoreen 129
Gattung 1. Plasmodiophora WOR. 129
Gattung 2. Tetramyxa GÖBEL 131

Zweite Abtheilung. Eumycetozoen.

Gruppe I. Sorophoreen 131
A. Guttulineen 132
Gattung 1. Copromyxa ZOPF 132
Gattung 2. Guttulina CIENK. 133
B. Dictyosteliaceen ROSTAF. 134
Gattung 1. Dictyostelium BREF. 134
Gattung 2. Acrasis VAN TIEGH. 135
Gattung 3. Polysphondylium BREF. 136
Gruppe II. Endosporeen 137
Ordnung 1. Peritrichieen 137

Seite
Familie 1. Clathroptychiaceen 137
Gattung 1. Clathroptychium ROSTAF. 137
Gattung 2. Enteridium EHRENB. 137
Familie 2. Cribrariaceen 139
Gattung 1. Dictydium SCHRADER 140
Gattung 2. Cribraria PERS. 141

Ordnung 2. Endotricheen 143
Unterordnung 1. Stereonemeen 143

I. Calcariaceen 143
Familie 1. Physareen 144
Gattung 1. Physarum PERS. 144
Gattung 2. Craterium TRENTEPOHL 144
Gattung 3. Badhamia BERKELEY 146
Gattung 4. Leocarpus LINK. 148
Gattung 5. Tilmadoche FRITZ 148
Gattung 6. Fuligo HALL. 149
Gattung 7. Aethaliopsis ZOPF 149

Familie 2. Didymiaceen 150
Gattung 1. Didymium 150
Gattung 2. Lepidoderma DE BARY 152

Familie 3. Spumariaceen 153
Gattung 1. Spumaria PERS. 153
Gattung 2. Diachea FRIES 153

II. Amaurochaetaceen 154
Familie 1. Stemoniteen 154
Gattung 1. Stemonitis GLEDITSCH 154
Gattung 2. Comatricha PREUSS 155
Gattung 3. Lamproderma ROSTAF. 156

Familie 2. Enerthenemeen ROSTAF. 157
Gattung 1. Enerthenema BOWM. 157

Familie 3. Reticulariaceen 158
Gattung 1. Amaurochaete ROSTAF. 158
Gattung 2. Reticularia BULL. 159

Unterordnung 2. Coelonemeen 159
Familie 1. Trichiaceen 159
Gattung 1. Hemiarcyria ROSTAF. 160
Gattung 2. Trichia HALL. 161

Familie 2. Arcyriaceen ROSTAF. 162
Gattung 1. Arcyria HILL. 163
Gattung 2. Cornuvia 165
Gattung 3. Lycogala 166

Famile 3. Perichaenaceen 169
Gattung 1. Perichaena FRIES 170
Gattung 2. Lachnobolus FRIES 170

Familie 4. Liceaceen 171
Gattung 1. Licea SCHRADER 171
Gattung 2. Tubulina PERS. 172
Gattung 3. Lindbladia FRIES 172
Gattung 4. Tubulifera ZOPF 173

Gruppe III. Exosporeen ROSTAF. 173
Ceratium FAMINTZIN und WORONIN 173

II. Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen

von Prof. Dr. Oscar Drude.

Seite
Einleitung 175

Allgemeiner Theil.

Erster Abschnitt.

Ununterbrochene Fortdauer der Entwicklung 177
Stufenfolge der höheren Pflanzengruppen und ihre gemeinsame Ausbreitung 179
Beziehungen zwischen Alter, Organisationshöhe und Ausbreitungsfähigkeit 182
Die Umänderungsbedingungen für Organisation und Wohnort 184
Herausbildung der Florenreiche durch Klimawechsel und geologische Trennungen . . . 187
Feststellung des geologischen und geographischen Beginns in der Specialisirung der Florenreihe 189
Ableitung einer bestimmten Gesetzmässigkeit für die Umbildung der Floren 192
Entstehung von Lücken im System und Areal 203

Zweiter Abschnitt.

Der Ursprung und die Veränderung der Arten und höheren Systemgruppen unter geographischen Bedingungen 206
Ungleiches Alter der Arten 209
Mono- oder polyphyletische Entwicklung einer Pflanzensippe 210
Die Arten und Unterarten entwickeln sich in continuirlichem Areal 212
Die Ordnungen sind mono- und polyphyletisch 215
Betrachtung einzelner discontinuirlicher Sippen-Areale 220
Wechselbeziehungen zwischen Standorten und neuen Sippen 224
a) Umformungen der Sippen 224
1. Umformung durch dauernde Veränderung der äusseren Verhältnisse . . 225
2. Umformung bei periodischen Schwankungen der äusseren Verhältnisse . 226
b) Spaltung und polymorphe Vermehrung der Sippen 226
3. Wirkung der Asyngamie 227
4. Wirkung der Artbildung auf coenobitischem Wege 227
5. Die Spaltung in geographisch getrennte Repräsentationssippen 229

Systematischer Theil.

Erster Abschnitt. Die Principien der natürlichen Systematik.

§ 1. Begriff des natürlichen Systems 233
Bedeutung der ontogenetischen Periode für das System 235
Phylogenetische Anordnung der Merkmale für die Eintheilung d. Phanerogamen 240
§ 2. Der Werth der Sippenbegriffe subordinirten Ranges 255
Der Artbegriff 258
Der Gattungsbegriff 264

Zweiter Abschnitt. Hülfsmittel und Methoden der Phytographie.

Verhältniss der Phytographie zur natürlichen Systematik 275
Zur Geschichte der Phytographie und Systemdarstellung 275
Die heutige Fortentwicklung 284
Die für die Nomenclatur festgesetzten Regeln 288

III. Abschnitt. Das Ordnungssystem der Phanerogamen.

§ 1. Die Entwicklungsreiche 296
Die Charaktere der Angio- und Gymnospermen 299
Die Charaktere der Mono- und Dicotylen 304

Seite

Nervation der Blätter 308
Inflorescenz 311
Blüthen 311

§ 2. Die Klassen und Ordnungen der Monokotylen 320
1. Uebersicht der Eintheilung 320
2. Erklärung der Anordnung 321
3. Die hauptsächlichsten Blüthen- und Fruchtcharaktere der Klassen und Ordnungen der Monokotyledonen 327

Erste Reihe: Microblastae 327
Divisio A. Petalanthae 328
Subdivisio: Petalanthae epigynae zygomorphae 329
Klasse I: Gynandrae 330
1. Orchidineae 330
2. Apostasiaceae 331
Klasse II: Scitamineae 331
3. Zingiberaceae 331
4. Musaceae 331

Subdivisio: Petalanthae isochlamydeae homotropae 329
Klasse III: Bromelioideae 331
5. Bromeliaceae 332
6. Rapateaceae 332
Klasse IV: Coronarieae 332
7. Haemodoraceae 333
8. Velloziaceae 333
9. Amaryllidineae 333
10. Hypoxidineae 333
11. Iridineae 333
12. Taccaceae 334
13. Burmanniaceae 334
14. Pontederiaceae 334
15. Gilliesiaceae 334
16. Philydraceae 334
17. Liliaceae 335
Klasse V: Dictyoneurae 335
18. Smilacineae 335
19. Roxburghiaceae 335
20. Dioscoreaceae 335

Subdivisio: Petalanthae dichlamydeae antitropae 329
Klasse VI: Enantioblastae 336
21. Commelinaceae 336
22. Xyrideae 336
23. Mayacaceae 336

Divisio B. Glumiflorae 336
Klasse VII: Cyperoideae 337
24. Eriocaulaceae 337
25. Restiaceae 337
26. Centrolepidineae 337
27. Cyperaceae 337
Klasse VIII: Gramina 338
28. Agrostidineae 338
Klasse IX: Juncoideae 338
29. Juncaceae 338
30. Flagellariaceae 338

Seite

Divisio C. Dictines 338
Klasse X: Palmae 339
31. Phoenicinae 340
Klasse XI: Spadiciflorae 340
32. Cyclanthaceae 340
33. Pandanaceae 340
34. Typhaceae 340
35. Araceae 341
36. Lemnaceae 341

Zweite Reihe: Macroblastae 341
Divisio D. Macroblastae 342
Klasse XII: Helobiae 342
37. Najadinae 342
38. Alismaceae 343
39. Triuridineae 343
40. Hydrocharidineae 343

§ 3. Die Klassen und Ordnungen der Dikotylen 343
1. Uebersicht der Eintheilung 343
2. Erklärung der Anordnung nach Verwandtschaftsreihen 346
Die Hauptabtheilungen 346
Die Tricocceae 352
Die Caryophyllinae 354
Beziehungen zwischen Chori- und Gamopetalen 359
Begründung der 12 Divisionen 362
3. Die hauptsächlichsten Blüthen- und Frucht-Charaktere der Klassen und Ordnungen der Dikotylen 368

Erste Reihe: Dichlamydeae gamopetalae et choripetalae 369
Divisio A. Gamopetalae epigynae 369
Klasse I. Compositae 369
1. Lactucaceae 369
2. Asteraceae 369
3. Ambrosiaceae 369
4. Calyceraceae 369
Klasse II: Aggregatae 370
5. Dipsaceae 370
6. Valerianaceae 370
Klasse III. Caprifolia 370
7. Lonicereae 370
8. Rubiaceae 370
Klasse IV: Lobelioideae 370
9. Campanulaceae 370
10. Lobeliaceae 371
11. Stylidaceae 371
12. Goodeniaceae 371
13. Brunoniaceae 371

Divisio B. Gamopetalae corolliferae 372
Klasse V: Personatae 372
14. Columelliaceae 372
15. Gesneraceae 372
16. Bignoniaceae 372
17. Utriculariaceae 372
18. Orobanchaceae 372
19. Scrophulariaceae 372

		Seite
	20. Sesamaceae	373
	21. Acanthaceae	373
	Klasse VI: Labiatae	373
	22. Selaginaceae	373
	23. Myoporaceae	373
	24. Verbenaceae	373
	25. Salviaceae	374
	Klasse VII: Rotatae	374
	26. Boragineae	374
	27. Hydrophyllaceae	374
	28. Polemoniaceae	374
	29. Convolvulaceae	375
	30. Nolanaceae	375
	31. Solanaceae	375
	Klasse VIII: Contortae	375
	32. Gentianaceae	375
	33. Asclepiadineae	375
	34. Apocynaceae	375
	35. Loganiaceae	375
	Klasse IX: Diandrae	376
	36. Jasminiaceae	376
	37. Oleaceae	376
	(?) 38. Plantaginaceae	376
Divisio C.	Gamopetalae antistemonae	376
	Klasse X: Primuloideae	377
	39. Plumbaginaceae	377
	40. Primulaceae	377
	41. Myrsinaceae	377
	Klasse XI: Styracoideae	377
	42. Sapotaceae	377
	43. Diospyraceae	377
	44. Styracineae	378
	Klasse XII: Bicornes	378
	45. Epacridineae	378
	46. Diapensiaceae	378
	47. Ericaceae	378
	48. Pyrolaceae	379
	49. Lenoaceae	379
Divisio D.	Calyciflorae choripetalae	379
	Klasse XIII: Umbellatae	380
	50. Cornaceae	380
	51. Araliaceae	380
	52. Apiaceae	380
	Klasse IV: Corniculatae	380
	53. Hamamelideae	380
	54. Bruniaceae	381
	55. Ribesiaceae	381
	56. Saxifragaceae	381
	57. Brexiaceae	381
	58. Cephalotaceae	381
	59. Crassulaceae	382
	60. Platanaceae	382

Seite

Klasse XV: Senticosae . . . 382
61. Rosaceae . . . 382
62. Amygdalaceae . . . 383
63. Chrysobalanaceae . . . 383
Klasse XVI: Leguminosae . . . 383
64. Mimosaceae . . . 383
65. Caesalpiniaceae . . . 383
66. Phaseolaceae . . . 384
Klasse XVII: Onagrariae . . . 384
67. Lythraceae . . . 384
68. Oliniaceae . . . 384
69. Myrtaceae . . . 384
70. Melastomaceae . . . 384
71. Jussieuaceae . . . 385
72. Trapaceae . . . 385
73. Rhizophoraceae . . . 383
74. Combretaceae . . . 385
Klasse XVIII: Opuntiae . . . 385
75. Mesembryaceae . . . 385
76. Cactaceae . . . 385
Klasse XIX: Peponiferae . . . 386
77. Passifloraceae . . . 386
78. Papayaceae . . . 386
79. Turneraceae . . . 386
80. Loasaceae . . . 386
81. Cucurbitaceae . . . 386
82. Samydaceae . . . 386
Divisio E. Calyciflorae apetalae . . . 387
Klasse XX. Hygrobiae . . . 387
83. Haloragidineae . . . 387
84. Datiscaceae . . . 387
85. Begoniaceae . . . 387
Klasse XXI: Daphnoideae . . . 387
86. Thymelaeaceae . . . 388
87. Elaeagnaceae . . . 388
88. Penaeaceae . . . 388
89. Proteaceae . . . 388
Divisio F. Disciflorae choripetalae . . . 388
Klasse XXII: Frangulae . . . 389
90. Olacineae . . . 389
91. Ilicineae . . . 389
92. Chailletiaceae . . . 289
93. Salvadoraceae . . . 389
94. Celastraceae . . . 389
95. Rhamnaceae . . . 390
96. Vitideae . . . 390
Klasse XXIII: Aesculi . . . 390
97. Sapindaceae . . . 390
98. Malpighiaceae . . . 390
99. Erythroxylaceae . . . 390
Klasse XXIV: Terebinthinae . . . 391
100. Meliaceae . . . 391
101. Citraceae . . . 391

Seite
102. Zygophyllaceae 391
103. Rutaceae 391
104. Connaraceae 392
105. Burseraceae 392
106. Simarubaceae 392
107. Anacardiaceae 392
108. Zanthoxylaceae 392
Divisio G. Disciflorae diclini-apetalae 392
Klasse XXV: Tricocceae 393
109. Stackhousiaceae 393
110. Euphorbiaceae 393
111. Empetraceae 393
112. Callitrichaceae 393
Divisio H. Cyclospermae 393
Klasse XXVI: Caryophylli 394
113. Aizoaceae 394
114. ? Nyctagineae 395
115. Phytolaccaceae 395
116. Thelygonaceae 395
117. Dianthaceae 395
118. Paronychiaceae 395
119. Salsolaceae 395
120. Amarantaceae 395
Divisio I. Chlamydoblastae 396
Klasse XXVII: Hydropeltideae 396
121. Nymphaeaceae 396
122. Cabombaceae 396
123. Nelumbiaceae 396

Anhang.

Klasse XVIII: Hysterophytae 396
124. Aristolochiaceae 397
125. Rafflesiaceae 396
126. Loranthaceae 397
127. Santalaceae 397
128. Balanophoraceae 397
Divisio K. Thalamiflorae choripetalae 397
Klasse XXIX: Polygaloideae 398
129. Polygalaceae 399
130. Vochysiaceae 399
131. Trigoniaceae 399
132. Tremandraceae 399
133. Pittosporaceae 399
Klasse XXX: Gruinales 399
134. Linaceae 390
135. Oxalidineae 399
136. Geraniaceae 399
137. Tropaeolaceae 399
138. Balsaminaceae 400
139. Limnanthaceae 400
Klasse XXXI: Columniferae 400
140. Tiliaceae 400
141. Sterculiaceae 400
142. Malvaceae 400

Seite

Klasse XXXII: Guttiferae 400
143. Camelliaceae 401
144. Marcgraviaceae 401
145. Dilleniaceae 401
146. Clusiaceae 401
147. Hypericaceae 401
148. Elatinaceae 401
149. Dipterocarpaceae 401
150. Chlaenaceae 401

Klasse XXXIII: Cistoideae 401
152. Ochnaceae 402
152. Bixaceae 402
153. Resedaceae 402
154. Violaceae 402
155. Cistaceae 402
156. Tamariscineae 402

Anhang.

157. Droseraceae 402
158. Sarraceniaceae 402
159. Nepenthaceae 402

Klasse XXXIV: Cruciferae 402
160. Brassicaceae 403
161. Capparidineae 403
162. Fumariaceae 403
163. Papaveraceae 403

Klasse XXXV: Polycarpicae 403
164. Berberidineae 403
165. Lardizabalaceae 404
166. Menispermaceae 404
167. Ranunculaceae 404
168. Magnoliaceae 404
169. Anonaceae 404
170. Schizandraceae 404

Zweite Reihe: Monochlamydeae typicae 404
Divisio I. Apetalae isomerae 404

Klasse XXXVI: Trisepalae 405
171. Myristicaceae 405
172. Lauraceae 405
173. Monimiaceae 405
175. Calycanthaceae 405

Klasse XXXVII: Ochreatae 406
175. Polygonaceae 406

Klasse XXXVIII: Urticoideae 406
176. Urticaceae 406
177. Cannabineae 406
178. Ulmaceae 406
179. Moraceae 406

Klasse XXXIX: Piperoideae 407
180. Saururaceae 407
181. Piperaceae 407
182. Chloranthaceae 407

Anhang.

Seite
183. Ceratophyllaceae 407
184. Podostemaceae 407
185. Batidineae 407
186. Leitneriaceae 407
187. Lacistemaceae 407
Divisio M. Dimorphanthae diclines 408
Klasse XL: Juliflorae 408
188. Salicineae 408
189. Juglandineae 408
190. Myricaceae 408
191. Casuarinaceae 408
Klasse XLI: Cupuliferae 409
192. Betulaceae 409
193. Corylaceae 409
194. Fagaceae 409
195. Balanopideae 409
§ 4. Die Klassen und Ordnungen der Gymnospermen 409
I. Gymnospermae Coniferae 409
Divisio A. Gnetaceae 411
Divisio B. Coniferae 411
2. Taxaceae 411
3. Cupressaceae 411
4. Araucariaceae 411
II. Gymnospermae cycadineae 411
5. Cycadineae 411

Geographischer Theil.

Abschnitt I.

Ueberblick über die Entwicklung der Florenreiche in den jüngeren Erdperioden . . . 412
§ 1. Wanderungsfähigkeit, gegenwärtige Areale, Ursprungsgebiete der Sippen . . 413
§ 2. Die gegenwärtigen Florenreiche und Florengebiete 428
a) Die tropischen Florenreiche 432
1. Tropisches Afrika 437
2. Ostafrikanische Inseln 439
3. Indisches Florenreich 439
4. Tropisches Amerika 441
b) Die australen Florenreiche 442
5. Südafrikanisches Florenreich 445
6. Australasisches Florenreich 446
7. Andines Florenreich 447
8. Neuseeland 448
9. Antarktisches Florenreich 449
c) Die borealen Florenreiche 449
10. Mediterran-orientalisches Florenreich 452
11. Innerasiatisches Florenreich 454
12. Ostasiatisches Florenreich 455
13. Florenreich des mittleren Nord-Amerika 456
14. Nordisches Florenreich 457

Abschnitt II.

Die gegenwärtige Vertheilung der Ordnungen des Systems in den Florenreichen . . . 459
§ 1. Die allgemein in der tropischen, australen und borealen Florenreichsgruppe aller Continentalmassen verbreiteten Ordnungen 461

Seite

§ 2. Die in einzelnen Theilen von zwei Florenreichsgruppen, sowie die auf Amerika oder auf die alte Welt beschränkten tropisch-austral-boreal verbreiteten Ordnungen 466
§ 3. Die vorwiegend oder ausschliesslich auf eine einzelne Florengruppe oder auf ein einzelnes Florenreich beschränkten Ordnungen 468
a) Die vorwiegend oder ausschliesslich tropischen Charakterordnungen . 469
b) Die vorwiegend oder ausschliesslich australen Charakterordnungen . . 472
c) Die vorwiegend oder ausschliesslich borealen Charakterordnungen . . 475
Entwurf einer biologischen Eintheilung der Gewächse 487

III. Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle

von Dr. A. Zimmermann 497
Einleitung 498

I. Abschnitt.

Morphologie der Zelle 501
Kapitel I. Gestalt des Plasmakörpers 501
Kapitel II. Feinere Structur des Cytoplasmas 504
Kapitel III. Chemische Zusammensetzung des Cytoplasmas 507
Kapitel IV. Nachweisung, Verbreitung, Gestalt und Funktion des Zellkernes . . 511
1. Nachweisung des Zellkernes 511
2. Verbreitung der Zellkerne bei den Cormophyten 514
3. Verbreitung der Kerne bei den Thallophyten 516
4. Gestalt und Grösse des Zellkernes 520
Kapitel V. Feinere Structur und chemische Beschaffenheit des ruhenden Zellkernes 522
1. Kerngerüst 522
2. Die Kernkörperchen 523
3. Der Kernsaft 524
4. Die Kernmembran 525
5. Proteinkrystalloide als Einschlüsse des Zellkernes 525
Kapitel VI. Kerntheilung und Kernverschmelzung 527
1. Direkte Kerntheilung 528
2. Indirekte Kerntheilung 530
Kapitel VII. Die Chromatophoren. Allgemeines 540
1. Chloroplasten 540
2. Leukoplasten 546
3. Chromoplasten 548
Kapitel VIII. Feinere Structur, chemische Beschaffenheit und Einschlüsse d. Chromatophoren 550
1. Die feinere Struktur der Chromoplasten 551
2. Die feinere Struktur der Chloroplasten 553
3. Die chemische Zusammensetzung der Chromatophoren . . . 554
4. Die Einschlüsse der Chromatophoren 556
1. Die Stärkekörner 555
2. Proteïnkrystalloide 557
3. Oeltropfen 558
Kapitel IX. Vermehrung und Metamorphosen der Chromatophoren 559
Kapitel X. Einige weitere Organe des Plasmakörpers 564
1. Die Cilien 564
2. Der Augenfleck 565
3. Die irisirenden Plasmaplatten verschiedener Meeresalgen . . . 566
4. Die Bacteroiden der Leguminosenknöllchen 567
5. Die Wimperkörper der Characeen 567

Seite

Kapitel XI. Die Proteïnkörner und Proteïnkrystalloide 567
1. Die Proteïnkörner 568
2. Die Krystalloide 570
3. Die Globoide 571
4. Die Krystalle 572
Entstehung und Auflösung der Proteïnkörner 573
2. Die Proteïnkrystalloide 573
Physikalische Eigenschaften der Proteïnkrystalloide 575

Kapitel XII. Die Stärkekörner und verwandte Körper 577
1. Die Stärkekörner 577
1. Verbreitung 577
2. Gestalt 578
3. Schichtung 580
4. Optisches Verhalten 583
5. Nachweis und chemische Zusammensetzung 584
6. Entstehung und Wachsthum 586
7. Auflösung 589
2. Rhodophyceen- und Phaeophyceenstärke 590
3. Paramylon 590
4. Cellulinkörner 591

Kapitel XIII. Die übrigen festen Einschlüsse der Zelle 592
1. Fettkrystalle 592
2. Feste Farbstoffausscheidungen 592
3. Schwefel 598
4. Calciumoxalatkrystalle 598
5. Calciumcarbonat 598
6. Calciumsulfat 602
7. Calciumphosphat 602
8. Kieselkörper 603
9. Eisen 605
10. Aschenskelette 605

Kapitel XIV. Der Zellsaft und die übrigen flüssigen Einschlüsse der Zelle . . . 606
Oeltropfen 608
Gerbstoffkugeln 608

Kapitel XV. Die chemische Beschaffenheit der Zellmembran 609
1. Die Cellulosemembran 610
2. Verkorkung der Membran 611
3. Die Einlagerung und Auflagerung wachsartiger Substanzen . . 613
4. Verholzung der Membran 617
5. Die Verschleimung der Membran und die übrigen Schleimbildungen der Pflanzenzelle 620
6. Die Pilzcellulose 625
7. Die Mittellamelle und die Innenhaut 626
8. Die Auskleidungen der Intercellularen 628

Kapitel XVI. Die Gestalt der Zellmembran 629
1. Die centrifugalen Wandverdickungen 629
2. Die centripetalen Wandverdickungen 631
3. Die Membrantüpfel 635
4. Die Membranenporen 639

Kapitel XVII. Die feinere Structur der Zellmembran 642

Kapitel XVIII. Entstehung und Wachsthum der Zellmembran 645
1. Membranbildung 645
2. Zellwachsthum 658

II. Abschnitt.

	Seite
Physiologie der Zelle	660
Kapitel I. Theorie der Quellung und Osmose	661
1. Wesen der Quellung	661
2. Micellartheorie	663
3. Kraftentwicklung bei der Quellung	664
4. Filtration durch quellungsfähige Körper	665
5. Aufnahme von Lösungen	666
6. Theorie der osmotischen Erscheinungen	667
7. Osmose unter Druck	669
8. Experimentelles über Osmose	670
Kapitel II. Die physikalischen Eigenschaften der Zellmembran	672
1. Specifisches Gewicht	672
2. Die mechanischen Eigenschaften der Zellmembran	673
3. Optisches Verhalten der Zellmembran	675
4. Quellungserscheinungen u. osmotisches Verhalten d. Zellmembran	679
Kapitel III. Die hygroskopischen Pflanzentheile	680
Kapitel IV. Physikalische Eigenschaften der Plasmakörper	680
Kapitel V. Die Aggregation	690
Kapitel VI. Die Mechanik der Zelle	692
1. Analyse der Turgorkraft	592
2. Die absolute Grösse der Turgorkraft	696
3. Turgor und Wachsthum	697
4. Die Orientirung der Membranen in den Zellgeweben	699
Register der Holzschnitte	701
Namen- und Sach-Register	703

Die Pilzthiere oder Schleimpilze.

Mycetozoa (DE BARY). — *Myxomycetes* Auct.

Von

Dr. W. Zopf,

Privatdocenten der Botanik an der Universität zu Halle.

Einleitung.

Verhältniss der Monadinen und Eumycetozoen zu einander. — Stellung der Gesammtgruppe der Mycetozoen im System der Organismen. — Allgemein-biologische Verhältnisse.

Die hier in morphologischer, physiologischer und systematischer Richtung durchgeführte Idee einer engeren Verwandtschaft von »Monadinen« und »Mycetozoen« fusst einerseits auf den grundlegenden Arbeiten DE BARY's[1]) und CIENKOWSKI's[2]) über die Organisation der Mycetozoen i. e. S., denen sich wichtige Untersuchungen BREFELD's[3]), FAMINTZIN's und WORONIN's[4]) anschliessen, andererseits auf der ebenfalls grundlegenden Arbeit CIENKOWSKI's[5]) über die Monadinen, welche unter Anderem durch wichtige Beobachtungen HÄCKEL's[6]) und die nicht minder wichtige Monographie KLEIN's[7]) über die Gattung *Vampyrella* ergänzt wurde. Vom Verfasser selbst erscheint in nächster Zeit eine Arbeit, welche eine grössere Reihe weiterer Ergänzungen unserer Monadinenkenntniss bieten dürfte.[8])

Eine Vergleichung der Morphologie der Monadinen mit der Morphologie der Mycetozoen führt zu dem Ergebniss, dass die Repräsentanten beider Gruppen im Wesentlichen gleichen Entwicklungsgang aufweisen und zwischen beiden Gruppen Uebergänge existiren. (Ein Verhältniss, das im morphologischen Theile noch näher ausgeführt werden wird.)

Es dürfte hiernach gerechtfertigt sein, die Monadinen und die Mycetozoen s. str. (Eumycetozoen) zu einer einzigen grossen Gruppe, der Gruppe der Mycetozoen im weiteren Sinne zu vereinigen.

Was nun den Platz dieser Gruppe im System der übrigen Organismen an-

---

1) Die Mycetozoen. 1864.

2) Das Plasmodium (PRINGSH. Jahrb. III).

3) *Dictyostelium mucoroïdes* (SENKENBERG. Ges. Bd. VII) und Schimmelpilze. Heft 6.

4) Ueber zwei neue Formen von Schleimpilzen.

5) Beiträge zur Kenntniss der Monaden (MAX SCHULTZE's Archiv I).

6) Studien über Moneren.

7) *Vampyrella*, ihre Entwicklung und systemat. Stellung. (Bot. Centralbl. Bd. XI. 1882.)

8) Zur Kenntniss der niederen Pilzthiere.

langt, so nimmt sie ohne Zweifel eine Sonderstellung ein: eine Grenzstellung zwischen Thier- und Pflanzenreich.

Schon den höheren Mycetozoen (Eumycetozoen) ist in den vegetativen Stadien ihres Entwicklungsganges eine so unverkennbare Analogie mit den Rhizopoden-artigen Protozoen aufgeprägt, dass bereits ihr erster gründlichster Erforscher, DE BARY, nicht umhin konnte, sie den Thieren verwandtschaftlich näher stehend zu betrachten als den Pflanzen und in Consequenz dieser Auffassung als Mycetozoen (Pilzthiere) zu bezeichnen.

Aber in noch weit höherem Grade tritt die Thierähnlichkeit hervor, wenn wir die niederen Mycetozoen, die CIENKOWSKI unter dem Namen der Monadinen in die Wissenschaft einführte, mit den Rhizopoden in Parallele stellen. Diese Aehnlichkeitsverhältnisse, auf die ich im Laufe der Darstellung nicht verfehlen werde näher hinzuweisen, sind so auffälliger Natur, dass man bis in die jüngste Zeit hinein, von zoologischer wie von botanischer Seite, die Monadinen den Rhizopoden zuertheilte.[1])

Andererseits darf nicht übersehen werden, dass sich bei den niederen Mycetozoen sowohl, als bei den höheren gewisse Anklänge an Organismen pflanzlicher Natur, und zwar besonders an die Pilze finden.

Man kennt jetzt nämlich einige niedere Pilze aus der Gruppe der Phycomyceten, speciell der Chytridiaceen, welche ähnliche vegetative Entwicklungsstadien (Schwärmer, Amoebe, Plasmodium) und eine ähnliche Fructification aufzuweisen haben, wie die Monadinen;[2]) und andererseits zeigen die höheren Mycetozoen, wenigstens in ihren grossen Sporenbehältern einen gewissen Anklang an die Sporenpflanzen (für die die Spore ein Hauptcharacteristicum bildet) und zwar wiederum an die Pilze.

Es ist nicht zu verkennen, dass eine gewisse äussere Aehnlichkeit besteht zwischen einer *Dictyostelium*-Frucht und einer *Mucor*-Frucht, zwischen *Lycogala* und einem *Bovist*, zwischen *Ceratium porioïdes* und einem *Polyporus* etc.; aber wenn man vor etwa einem Jahrzehnt allen Ernstes den Vorschlag machte, das *Dictyostelium mucoroïdes* den Mucorineen, *Lycogala epidendrum* den Bauchpilzen (Gastromyceten), *Ceratium hydnoïdes* und *porioïdes* den Hymenomyceten einzuverleiben,[3]) so betonte man doch in gar zu übertriebener Weise die blosse Gestaltähnlichkeit und liess die Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper, wie sie durch DE BARY'S, BREFELD'S, FAMINTZIN'S und WORONIN'S Untersuchungen für *Stemonitis, Dictyostelium, Ceratium* etc. in durchaus befriedigender Weise eruirt war, gar zu sehr bei Seite.

Wie unhaltbar eine solche Auffassung ist, ergiebt sich z. B. zur Evidenz aus

---

[1]) Vergl. auch CIENKOWSKI, Beiträge zur Kenntniss der Monaden (MAX SCHULTZE'S Archiv I., pag. 212).

[2]) Siehe auch FISCHER, Ueber die Parasiten der Saprolegnieen. — KLEIN, *Vampyrella*, pag. 24 und FISCH'S Beobachtungen an *Reesia amoeboïdes* (Zur Kenntniss der Chytridiaceen. Erlangen 1884).

[3]) Vergl. FAMINTZIN und WORONIN: Ueber zwei neue Arten von Schleimpilzen, pag. 13: »Es giebt 4 verschiedene Typen der Schleimpilze: a) der Gastromyceten-Typus; dahin gehören die Myxomyceten, b) der Mucorinen-Typus, wohin *Dictyostelium mucoroïdes* zu rechnen ist, c) der *Hydnum*-Typus, zu dem *Ceratium hydnoïdes* und d) der *Polyporus*-Typus, zu dem *Ceratium porioïdes* gehört. Es erscheint naturgemässer, einen jeden der 4 Typen der Schleimpilze dem ihm entsprechenden Typus der Hyphenpilze anzureihen, als aus den Schleimpilzen eine besondere Gruppe zu bilden.«

den neuerlichen Untersuchungen BREFELD's an *Polysphondylium violaceum*, welche zeigen, wie weit verschieden doch die Entwicklung eines *Mucor*-ähnlichen Mycetozoums und eines wirklichen *Mucor* erscheint. Nicht minder gross sind die Unterschiede zwischen höheren Mycetozoen und höheren Pilzen bezüglich des vegetativen Entwicklungskreises.

Wir müssen also sagen, dass die Mycetozoen mit den echten Pilzen nur in so weit verwandt sind, als die niederen Formen der ersteren mit gewissen niederen Formen der letzteren in näheren morphologischen Beziehungen zu stehen scheinen.

Aus dieser kurzen Betrachtung der systematischen Stellung der Mycetozoen entnehmen wir als Hauptsache, dass diese Gruppe sowohl den Thieren als den Pflanzen verwandt ist. Mit Bezug auf diese Einsicht muss natürlich der Name »Mycetozoen« (Pilzthiere) bezeichnender erscheinen, als der einseitig die Pilzähnlichkeit betonende Ausdruck »Myxomyceten« (Schleimpilze), und darum habe ich dem DE BARY'schen Namen im Folgenden den Vorzug gegeben.

Die Pilzthiere theilen mit den echten Thieren einer- und den echten Pilzen und Spaltpilzen andererseits das im Chlorophyllmangel begründete Unvermögen zur Erzeugung organischer Materie Ihre Existenz ist daher nur da möglich, wo sich bereits organische Substanz vorfindet, sei es in Form **lebender** Organismen oder Organe, sei es in Gestalt **todter** Thier- und Pflanzentheile.

Alle höher organisirten Mycetozoen nähren sich ausschliesslich von todten organischen Theilen oder deren Lösungen, führen mithin eine saprophytische Lebensweise. Sie lieben insbesondere Anhäufungen von Pflanzentheilen (Laub, Stengel, Früchte, Lohmassen, Excremente der Phytophagen, Baumstämme und -Stümpfe etc.); minder häufig bewohnen sie thierische Theile (Haare, Klauen, Federn, Excremente der Carnivoren u. s. w.). In allen Fällen ist Gegenwart von Feuchtigkeit eine der wesentlichen Bedingungen für ihre Entwicklung.

Die Zersetzungsprocesse, welche sie im Substrat hervorrufen, und deren nähere Natur wir noch nicht kennen, scheinen stets sehr allmählich vorzuschreiten, und niemals einen so intensiven Charakter zu tragen, wie er bei den Gährungs- und Fäulnissprocessen der Spalt- und Sprosspilze zu Tage tritt.

Die niederen Mycetozoen spielen z. Th. als Parasiten eine bedeutsame Rolle. Ihrem unfehlbar tödtlichen Angriff fallen insbesondere die verschiedensten Wassergewächse zum Opfer, namentlich solche, welche den niederen Gruppen (Algen, Pilzen) zugehören. Aber auch den Thierkörper verschmähen sie nicht, wie das Auftreten des vampyrellenartigen *Haplococcus reticulatus* ZOPF[1]) in den Schweinemuskeln, das Vorkommen gewisser Amoeben im menschlichen Verdauungskanal, im Darm von Mäusen etc. beweist.

In ihrer schnellen Entwicklung zur Fructification, ihrer ausserordentlichen Vermehrungskraft und der leichten Verbreitbarkeit ihrer Keime hat man die Gründe zu suchen für den meist epidemischen Charakter der von ihnen verursachten Krankheiten, namentlich der Algenkrankheiten.

Doch sind solche niederen Mycetozoen keineswegs ausschliesslich an strengen Parasitismus gebunden. Manche wenigstens (wie z. B. *Diplophysalis*- und *Pseudospora*-Arten) können (nach meinen Beobachtungen) ebenso gut als Saprophyten existiren.

Gewisse Monadinen geriren sich als vorante Formen, d. h. sie verschlucken

[1]) Ueber einen neuen Schleimpilz im Schweinekörper. Biol. Centralbl. 1883. Bd. III. No. 22.

ganze lebende Organismen (Diatomeen, Protozoen etc.) so z. B. *Leptophrys vorax* (CIENK.) und manche Vampyrelien.

In den an organischen Substanzen reichen Schlammmassen stehender und fliessender Gewässer, den mit pflanzlichen und thierischen Resten durchsetzten oberflächlichen Erdschichten, sowie den thierischen Excrementen hat man die Hauptentwicklungsheerde für niedere saprophytische Formen zu suchen.

In die Mannigfaltigkeit der lebenden Substrate der Monadinen wird am besten folgende Uebersicht einen Einblick verschaffen.

I. Pflanzen.

A. Algen.

1. Schizophyceen.	
Polycystis (ichthyoblabe?)	*Pseudospora libera* ZOPF.
Oscillaria	*Enteromyxa paludosa* CIENKOWSKI. *Spirophora radiosa* (E. u. DUJ.).
Cylindrospermum (Sporen)	*Gymnococcus spermophilus* Z. *Vampyrellidium vagans* Z.
Scytonemeen	*Vampyrellidium vagans* Z. *Endyomena polymorpha* Z.
2. Bacillariaceen.	
Pinnularia, *Synedra*, *Stauroneïs*, *Cymbella*	*Gymnococcus Fockei* Z.
Pinnularien	*Pseudospora Bacillariacearum* Z.
Synedren, Cymbellen, Epithemien	*Leptophrys vorax* (CIENK.).
Verschiedene kleine Formen	*Leptophrys vorax* (CIENK.). *Enteromyxa paludosa* CIENK.
Gomphonema devastatum HÄCK.	*Vampyrella Gomphonematis* HÄCK.
Unbestimmte Meeresformen	*Protomyxa aurantiaca* HÄCK. *Myxastrum radians* HÄCK.
3. Conjugaten.	
a) Desmidiaceen.	
Cosmarien und andere Formen	*Leptophrys vorax* (CIENK.). *V. multiformis* ZOPF.
b) Zygnemeen.	
Spirogyren-Arten	*Vampyrella Spirogyrae* CIENK. *Pseudospora parasitica* CIENK. *Ps. infestans* Z. *Protomonas Spirogyrae* (BORZI).
Zygnema, *Mesocarpus*	*Ps. parasitica* CIENK. *Protomonas Spirogyrae* (BORZI).
4. Chlorophyceen.	
a) Pandorinaceen.	
Volvox globator	*Diplophysalis Volvocis* (CIENK.).
Chlamydomonas-Arten	*Colpodella pugnax* CIENK. *Mastigomyxa avida* Z. *Vampyrella multiformis* Z. *Leptophrys vorax* (CIENK.).

b) Confervaceen.	
Cladophora-Arten	*Gymnococcus perniciosus* Z. *Pseudospora parasitica* CIENK. *Pseudospora infestans* Z.
c) Vaucheriaceen.	
Vaucheria	*Pseudospora*-Arten.
d) Oedogoniaceen.	
Oedogonium echinospermum A. BR. und andere Oedogonien	*Vampyrella pendula* CIENK. *Pseudospora aculeata* Z. *Ps. infestans* Z. *Vampyrella pedata* KLEIN. *Leptophrys vorax* (CIENK.).
Bulbochaete minor H. B. und andere Arten .	*Ps. infestans* Z. *Vampyrella pendula* CIENK.
e) Coleochaetaceen.	
Coleochaete irregularis PRINGSH.	*Aphelidium deformans* Z.
5. Characeen.	
Chara fragilis u. a. Arten	*Diplophysalis stagnalis* Z.
Nitella flexilis, mucronata etc.	*D. nitellarum* (CIENK.).

B. Muscineen.

1. Laubmoose.	
Hypnum-Arten, Vorkeim	*Pseudospora maligna* Z.
2. Lebermoose.	
Marchantia, Lunularia (Rhizoiden)	Näher zu untersuchende schwärmerbildende Monadinen.

C. Farne.

Prothallien und Rhizoïden verschiedener Polypodiaceen	*Pseudospora*-ähnliche Formen.

D. Gymnospermen.

Pinus (Pollenzellen)	*Vampyrellidium vagans* Z.

E. Angiospermen.

1. Monocotylen.	
Lemna trisulca . . . . *Elodea* (Blätter) . . . . *Pontederia crassipes* (Blätter, Blattstiele) *Vallisneria* (Blätter), Gräser (Wurzeln).	Formen, die ich nur erst theilweis untersucht habe.
2. Dicotylen.	
Brassica-Arten, *Iberis*	*Plasmodiophora Brassicae* WOR.
Leguminosen (Erbse, Lupine, *Robinia Pseudacacia* etc., Wurzeln)	*Plasmodiophora spec.*
Kartoffel (Knolle)	*Protomonas amyli* (CIENK.).

F. Pilze.

1. Spaltpilze	eine grosse Anzahl der verschiedensten Monadinen.
2. Phycomyceten.	
Saprolegnieen: *Saprolegnia, Achlya, Leptomitus, Dictyuchus* (vegetative und Sexual-Organe)	*Vampyrellidium vagans* Z. u. eine Anzahl anderer Formen.

G. Mycetozoen.

Monadinen.	
Vampyrella pendula (Sporen)	*Leptophrys vorax* (CIENK.).
	Pseudospora infestans Z.
Vampyrella Spirogyrae	*Nuclearia.*
	andere Formen.
Leptophrys vorax (CIENK.).	eine *Pseudospora (infestans* Z.?)

II. Thiere.

Euglenen (Sporen)	*Leptophrys vorax* (CIENK.).
	V. multiformis Z.
Peridinien	*Protomyxa aurantiaca* HÄCK.
	Myxastrum radians HÄCK.
Infusorien / Crustaceen (*Nauplius*-Form)	*Myxastrum radians* HÄCK.
Muskeln der Schweine	*Haplococcus reticulatus* Z.
Darm von Menschen	Noch näher zu untersuchende Formen *(Amoeba coli).*

Aus dieser Uebersicht, die z. Th. auf den Beobachtungen CIENKOWSKI'S, HAECKEL'S, WORONIN'S, KLEIN'S, zum grössten Theil aber auf eigenen mehrjährigen Beobachtungen basirt, ergiebt sich, dass bereits eine nicht unbeträchtliche Zahl lebender Organismen als Substrate oder Nahrungsmittel niederer Mycetozoen bekannt sind, und hieran knüpft sich die Vermuthung, dass weitere Forschungen, für die hier noch ein grosses Feld, jene Zahl um ein Beträchtliches erhöhen werden.[1])

Wenn die Mycetozoen einerseits als Feinde anderer Lebewesen auftreten, so erfahren sie andererseits selbst wieder mannigfache Nachstellungen, und zwar nicht nur von Seiten der Thiere (z. B. von Infusorien, Räderthierchen, Würmern, Insectenlarven etc.), sondern auch seitens der Pilze, und selbst von ihres Gleichen werden sie angegriffen und vernichtet. So dringen, wie ich beobachtete, manche Phycomyceten *(Pythium*-artige) in die Sporocysten der verschiedensten *Pseudospora*-Arten *(Ps. infestans* etc.) ein, um die Sporen abzutödten und ihren Inhalt zu verzehren. So schmarotzt ferner auf der von Chlamydomonaden sich nährenden *Mastigomyxa avidaz* und zwar auf deren noch umherschwärmenden Zoosporen ein zierliches *Rhizidium (Rh. equitans* Z.) oft zu mehreren Individuen auf derselben Schwärmspore auftretend. In die Sporocysten von *Vampyrella Spirogyrae* und *Diplophysalls Nitellarum* dringt ein kleiner Vampyrellenartiger Parasit ein, welcher den Inhalt der Sporen aufnimmt und sich dann encystirt.

[1]) Es ist mir in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Mehrzahl der Wasserpflanzen aller Gruppen, auch die Meerespflanzen, sowie viele Sumpfgewächse, von Mycetozoen inficirt werden. Die Florideen und Fucaceen scheinen auf diesen Punkt hin noch gar nicht untersucht zu sein. Von der Thatsache ausgehend, dass alles Wasser, welches in geringerer oder grösserer Menge faulende organische Theile enthält, auch mehr oder minder reich an niederen Mycetozoen ist, gelangt man ferner zu der naheliegenden Vermuthung, dass manche derjenigen Thiere, welche ihre Nahrung in solchem Wasser suchen (wie Fische, Schwimmvögel, Sumpfvögel, Amphibien) oder solche, welche in Misttümpeln, Gossen, Schlamm etc. wühlen (wie Schweine, Ratten etc.), Infektionen jener Organismen vom Darmkanal aus zu erleiden haben dürften.

Abschnitt I.

Formenkreis.

Der Entwickelungscyklus der Mycetozoen gliedert sich in zwei wichtige Abschnitte, die man als vegetative und als fructificative Periode unterscheiden kann.

I. Die vegetativen Zustände.

Die vegetativen Zustände werden repräsentirt von dem Schwärmerstadium, dem Amoebenstadium und dem Plasmodienstadium.

1. Das Schwärmerstadium.

A. Structur.

Der Schwärmer (Schwärmspore, Schwärmzelle, Zoospore, Zoogonidie, früher auch »Monade« genannt) stellt ein hautloses Plasmaklümpchen (Primordialzelle) dar, an welchem man Plasma, Kern, Vacuolen und Cilien unterscheidet.

a) Plasma.

Die Hauptmasse des Plasmas wird gebildet von einer vollkommen homogenen, sehr schwach lichtbrechenden, hyalinen Substanz, dem Hyaloplasma. In diese eingebettet liegen kleine stärker lichtbrechende Körnchen *(Mikrosomata)*, die man in ihrer Gesammtheit wohl auch als Körnchenplasma bezeichnet.

Während das Hyaloplasma durch die gewöhnlichen Tinctionsmittel (Haematoxylinlösung, Carminlösungen etc.) nicht gefärbt wird, nimmt das Körnchenplasma leicht Farbstoffe auf. Dem Hyaloplasma kommt überdies die Fähigkeit activer Bewegung zu, von ihm aus geht auch die Bildung der Cilien sowie die Gestaltveränderung (Metabolie, Amoeboïdität). Das Körnchenplasma hingegen macht nur passive Bewegungen, welche vom Hyaloplasma beeinflusst werden.

Wie es scheint bleibt das Körnchenplasma stets in einiger Entfernung vom Kern gelagert, und so erscheint letzterer von einem schmalen Hyaloplasmahofe umgeben. (Fig. 1, A; E b c d).

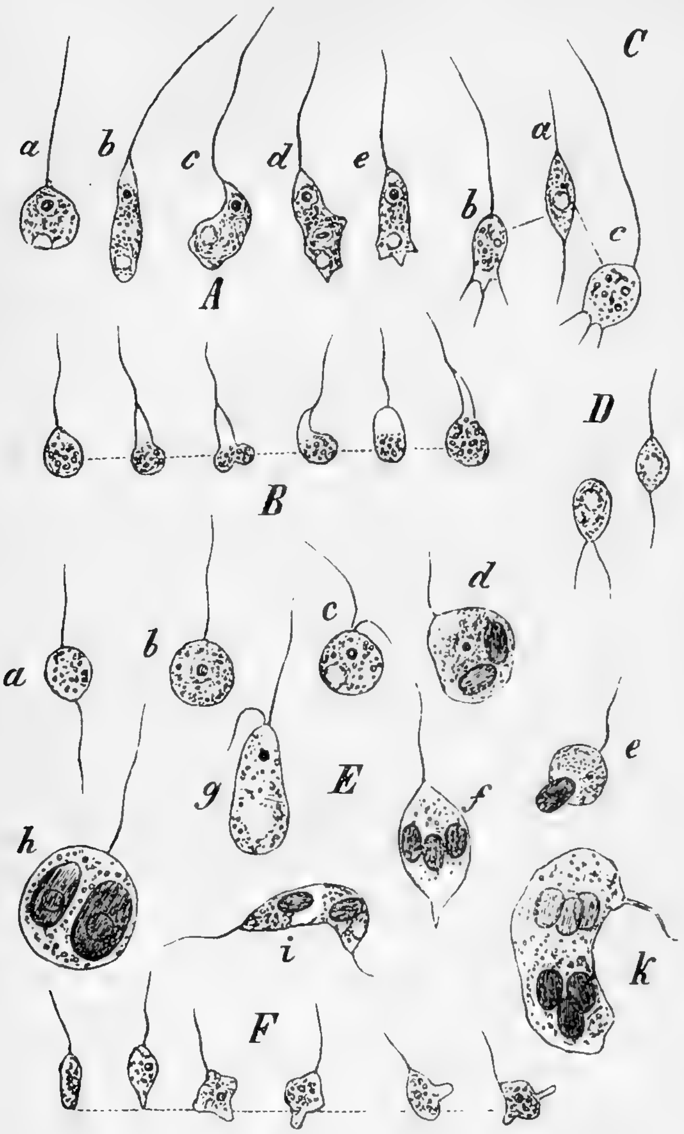
Im Stadium lebhafter Schwärmthätigkeit zeigt der Hyaloplasmakörper glatte (nicht eckige) Contouren und mehr oder minder gestreckte spindelige oder birnförmige Gestalt, Fig. 1, A a b); in Momenten der Ruhe aber geht er sofort Gestaltveränderungen ein (Fig. 1, A c—e; C b c; B), welche je nach den Arten, sowie nach der Substratsbeschaffenheit und der Quantität der aufgenommenen Nahrung verschiedene Intensität haben können. Mitunter werden selbst lange und spitze Pseudopodien getrieben (Fig. 1, C b c). An einciligen Zoosporen mancher Mycetozoen lässt sich beobachten, dass im Zustande lebhafter Schwärmbewegung das Körnchenplasma nach dem geissellosen Pole hingedrängt wird, wodurch die Region um letzteren ganz körnchenfrei wird (Fig. 1, B).

Amoeboïdität (Metabolie) der Schwärmer kommt keineswegs den Mycetozoen allein zu. Vielmehr finden wir diese Eigenschaft einerseits bei niederen Protozoen (Rhizopoden), anderseits bei den Zoosporen der Algenpilze (Phycomyceten). Unter letzteren sind die Chytridiaceen durch besonders auffällige amoeboïde Gestaltveränderungen ausgezeichnet, worauf zuerst SCHENK[1]) aufmerksam machte.

[1]) Ueber contractile Zellen im Pflanzenreiche. Physikalisch-med. Gesellsch. zu Würzburg 1857. Vergl. auch NOWAKOWSKY, Beiträge zur Kenntniss der Chytridiaceen, in Beitr. z. Biol. Bd. II. und meine im Druck befindliche Abhandlung über niedere Saprolegnieen (Nova

b) Kern *(Nucleus).*

Der Mycetozoenschwärmer ist ausgerüstet mit einem Kern. Kernlose Zoosporen dürften bei keinem Mycetozoum existiren. Mehrkernige Schwärmer wurden bisher nicht nachgewiesen. Der Kern stellt ein rundliches Körperchen dar, das in den meisten, vielleicht in allen Fällen, schwache Amoeboïdität besitzt, eine Eigenschaft, die ich kürzlich auch für den Kern der Zoosporen einer Chytridiacee *(Amoebochytrium)* nachwies[1]), und die sich nach BRANDT auch bei den Rhizopoden (Heliozoen) findet.



(B. 447.) Fig. 1.

Schwärmsporen höherer und niederer Mycetozoen. A 540fach. Schwärmer von *Chondrioderma difforme* (PERS) *(Didymium Libertianum* DE BARY) mit einer Cilie einem Kern und einer contractilen Vacuole a und b Zustände mit lebhafter Schwärmbewegung, c—e minder lebhaft schwärmend und daher *Metabolie* des Körpers zeigend. B 540fach. Ein Schwärmer von *Lycogala flavo-fusca* EHRB. in verschiedenen Phasen der Gestaltveränderung *(Metabolie).* Das Vorderende des Schwärmers besteht im gestreckten Zustande nur aus Hyaloplasma. C 900-fach. Schwärmsporen von *Pseudospora parasitica* CIENK.; a mit 2 bipolar gestellten Cilien lebhaft schwärmend; b und c mit nur 1 Cilie, am hinteren Ende amoeboïd, und zwar lange und spitze Pseudopodien treibend. D 540fach. Zwei Schwärmer von *Diplophysalis stagnalis* ZOPF mit je 2 Cilien, die bei dem einen bipolar, beim andern monopolar gestellt sind. E 700fach. Schwärmer von *Mastigomyxa avida* in verschiedenen Stadien der Entwickelung. Die grossen dunklen Körper sind Schwärmer einer *Chlamydomonas.* F 540fach. Ein und derselbe Schwärmer von *Pseudospora maligna* in verschiedenen Stadien der Metabolie.

Da Grösse und Lichtbrechungsvermögen des Kernes relativ gering erscheinen, so macht sein Nachweis oft mehr oder minder grosse Schwierigkeiten, zumal wenn der Plasmakörper relativ grosse oder zahlreiche Ingesta enthält. Letztere zu entfernen bringt man in manchen Fällen die Methode der Sauerstoffentziehung mit Vortheil zur Anwendung, wie ich (a. a. O.) für *Protomonas amyli* und *Mastigomyxa avida* zeige. Von Färbungsmethoden wendet man auf das lebende Object nach meinen Erfahrungen am besten Behandlung mit sehr verdünnter wässriger Hämatoxylinlösung an. Durch Erhöhung des Lichtbrechungsvermögens vermittelst Säurezusatz (Essigsäure, Chromsäure etc.) lässt sich der Kernnachweis auch ohne Färbungsmittel führen. Die Grösse der Kerne schwankt nach der Grösse der Schwärmer. Eine Differenzirung von Kern und Kernkörperchen scheint überall zu fehlen.

c) Cilien.

Als Hauptcharakteristicum der Schwärmer gegenüber den übrigen

---

Act. Leop. 1884), wo für eine ganze Reihe von Arten die Amoeboïdität der Schwärmer in Wort und Bild dargelegt wurde. [1]) Ebenda.

vegetativen Entwicklungsstadien verdient der Umstand hervorgehoben zu werden, dass ihr Hyaloplasma im Stande ist, feine fadenförmige Fortsätze zu treiben, welche mit den Pseudopodien die Eigenschaft der Contractilität theilen, aber von diesen dadurch unterschieden werden, dass sie auf ein oder wenige Punkte der Körperoberfläche localisirt erscheinen und grössere Constanz in der Form, so wie im Allgemeinen grössere Agilität besitzen. Man pflegt diese Organe als Cilien (Geisseln, Flagellen) zu bezeichnen. In der Regel übertreffen sie in Bezug auf Länge den Plasmakörper ums Mehr- bis Vielfache.

Was Zahl und Stellung betrifft, so wechseln sie nicht nur nach Gattungen und Arten, sondern auch oft nach den Individuen derselben Species. An Schwärmern der höheren Mycetozoen wird man in der Regel nur eine einzige Cilie finden (Fig. 1 A und Fig. 2 A) und zwar in polarer Stellung; bei niederen Mycetozoen sind 1—3 Geisseln vorhanden, bei den *Pseudospora*-artigen Monadinen 1—2 (Fig. 1 CD), bei *Mastigomyxa* (Fig. 1 E) 1—3. Zwei- und dreizählige Cilien zeigen entweder monopolare oder bipolare Insertion.

Infolge der Feinheit, des geringen Lichtbrechungsvermögens und der mehr oder minder lebhaften Bewegung stellen sich dem Nachweis der Cilien auf rein optischem Wege bisweilen Schwierigkeiten entgegen. In diesem Falle bedient man sich fixirender und gleichzeitig tingirender Reagentien (Jodlösung, Chromsäure, Merkel'sche Lösung etc.).

Durch die Cilien wird die eigenthümliche Form der Ortsbewegung vermittelt, welche man als Schwärmbewegung bezeichnet. Die besonderen Arten dieser Bewegung sind in Abhängigkeit von der Grösse und Form des Körpers, sowie von der Zahl, der Länge und Dicke und der Insertionsstelle der Flagellen. Schwärmer, die an jedem Pole eine Cilie besitzen, bewegen sich beim lebhaften Schwärmen gewöhnlich in derselben Linie hin und her (z. B. *Diplophysalis stagnalis* Zopf); Schwärmer, die nur eine Cilie haben, zeigen, wenn diese nicht ganz polar, hüpfende Bewegung, nicht unähnlich der mancher Chytridiaceen-Zoosporen. Ist die Cilie genau polar gestellt, so rotirt der Körper um seine Längsachse, einen Kegelmantel beschreibend, dabei beständig in Richtung der Cilie vorwärts schreitend. Im Wesentlichen dieselbe Bewegung findet statt, wenn die Cilien zu 2—3 monopolar auftreten. Infolge davon, dass die Geisseln sich gelegentlich contrahiren oder peitschenschnurartige Undulationen ausführen, und bald nach dieser bald nach jener Richtung sich ausstrecken, werden jene drehenden Bewegungen des Körpers zeitweis unterbrochen und es treten dem Schaukeln, Zittern etc. ähnliche, oft schwer zu definirende Bewegungsformen auf, die noch dadurch modificirt werden können, dass amoeboide Bewegungen des Hyaloplasmas hinzukommen, sobald die Intensität der Cilienbewegung etwas nachlässt.

d) Vacuolen.

Die zwischen den Plasmapartikelchen befindlichen wässerigen Flüssigkeitstheilchen können zusammentreten und in rundlichen Hohlräumen des Plasmas Tröpfchen bilden (Vacuolenbildung). Kleinere Schwärmerformen besitzen in der Regel nur eine, grössere 2—3, seltener mehrere Vacuolen. Gewöhnlich sind sie contractil, d. h. sie entleeren den wässrigen Inhalt infolge von Contractionen des umgebenden Plasmas nach aussen. Ansammlung und Entleerung der Flüssigkeitsmengen erfolgt oft in rhythmischer Abwechselung. In sehr kleinen Schwärmerformen sind die Vaculen entweder von grosser Winzigkeit, oder sie fehlen auch gänzlich[1]).

[1]) Man vergleiche übrigens das weiter unten über die Vacuolen der Amoebenform Gesagte.

B. Nahrungsaufnahme.

Die Schwärmer vermögen, wie man sich an höheren wie niederen Pilzthieren leicht überzeugen kann, feste Nahrung aufzunehmen. Natürlich geschieht dies nicht im Zustande lebhaften Schwärmens, wo der Plasmakörper ziemlich scharf begrenzt ist, sondern in den Momenten, wo er zu provisorischer Ruhe gelangt, die Cilienbewegung matter wird, und gewöhnlich amoeboïde Gestaltveränderungen Platz greifen. Die Aufnahme erfolgt bei höheren wie niederen Mycetozoen in derselben Weise, nämlich so, dass der Plasmakörper sich mit dem cilienlosen Theile eng an den Gegenstand anschmiegt und ihn mit meist stumpfen Ausstülpungen des Hyaloplasmas umfliesst, hierbei wird die Cilie nicht eingezogen[1]). Die Ingesta sind oft gross, z. B. bei *Mastigomyxa avida* relativ grosse *Chlamydomonas*-Schwärmer (Fig. 1 E d—f, h—k), bei *Pseudospora*-Arten Chlorophyllkörper, Stärkekörnchen etc. der Wirthspflanzen, bald wieder sehr klein. Mitunter erscheinen die Schwärmer ganz vollgestopft von Ingestis, sodass sie Kern und pulsirende Vacuolen verdecken (Fig. 1 E h). Die Schwärmbewegung wird dann natürlich in ihrer Intensität beeinträchtigt, aber keineswegs aufgehoben. Sind die Ingesta ausgesogen, so werden sie wieder ausgestossen; so wenigstens bei gewissen Formen (z. B. *Mastigomyxa)*; bei anderen scheinen sie dem Plasmakörper einverleibt zu bleiben bis zur Fructification (Pseudosporeen)[2]). Infolge der Nahrungszufuhr vergrössert sich die Plasmamasse der Schwärmer natürlich, oft ums Mehrfache bis Vielfache des ursprünglichen Volumens, wofür man namentlich bei den Monadinen Beispiele findet: so *Mastigomyxa avida* und Pseudosporen, wo nicht selten eine Vergrösserung ums Zwölffache erfolgt. Kern und Vacuolen nehmen dabei gleichfalls an Durchmesser zu, nur nicht in entsprechendem Grade.

C. Theilung.

Für die höheren Mycetozoen ist von DE BARY[3]) und CIENKOWSKI[4]) die wichtige Thatsache festgestellt worden, dass ihre Schwärmer das Vermögen besitzen, sich durch fortgesetzte Zweitheilung zu vermehren.

Der Theilungsact mit seinen Vorbereitungen (Fig. 2 A) stellt sich für die genannte Gruppe nach DE BARY's Untersuchungen an *Chondrioderma difforme* (= *Didymium Libertianum), Stemonitis* und anderen Formen wie folgt dar: Zunächst werden die Bewegungen des Schwärmens träger, die Cilie wird eingezogen, Vacuole und Kern verschwinden, und der Plasmakörper rundet sich zur Kugel oder zum Ellipsoïd ab. Jetzt erscheint eine quergehende Einschnürung in dem etwas gestreckten Körper, die tiefer und tiefer gehend das Plasmaklümpchen in zwei kugelige Hälften theilt. Letztere erhalten darauf amoeboïden Charakter, bekommen je eine Cilie und schwärmen nun. Während jene Einschnürung auftritt, erscheint in jeder Hälfte eine Vacuole, und nach der Theilung ein neuer Kern. Man kann sich von der Richtigkeit dieser Beobachtungen an *Chondrioderma*-Schwärmern leicht überzeugen, nur finde ich, dass aus dem ursprünglichen Kern,

---

[1]) Dies ist z. B. bei *Mastigomyxa avida* der Fall. Für die Schwärmer von *Pseudospora infestans* ZOPF giebt BRASS l. c. an, dass sie vor der Nahrungsaufnahme die Cilien einziehen, um sie nach derselben wieder hervorzustülpen.

[2]) Wie weiter unten nachgewiesen werden soll, kann man die Schwärmer durch Sauerstoff-Absperrung, Kälte-Einwirkung etc. zwingen ihre Ingesta fahren zu lassen und so lässt sich der Kern sichtbar machen (Vergl. die Kap. über das Verhalten gegen physikalische Agentien).

[3]) Die Mycetozoen pag. 85.

[4]) Das Plasmodium, PRINGSHEIMS Jahrb. III.

der übrigens nicht verschwindet, schon vor der Theilung des Schwärmers 2 Kerne entstehen, von denen jeder Plasmahälfte einer zugewiesen wird. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird sich die Schwärmertheilung bei allen höheren Mycetozoen im Wesentlichen in eben dem Sinne vollziehen.

Die de Bary'schen Beobachtungen legten die Vermuthung nahe, es möchten auch die Schwärmer der niederen Pilzthiere zur Zweitheilung veranlagt sein. Speciell in dieser Richtung unternommene Untersuchungen an *Diplophysalis stagnalis* (Fig. 2, B), einigen Pseudosporen und *Mastigomyxa avida* (Fig. 2, C—J) führten nun in der That zu dem erwarteten Resultate.

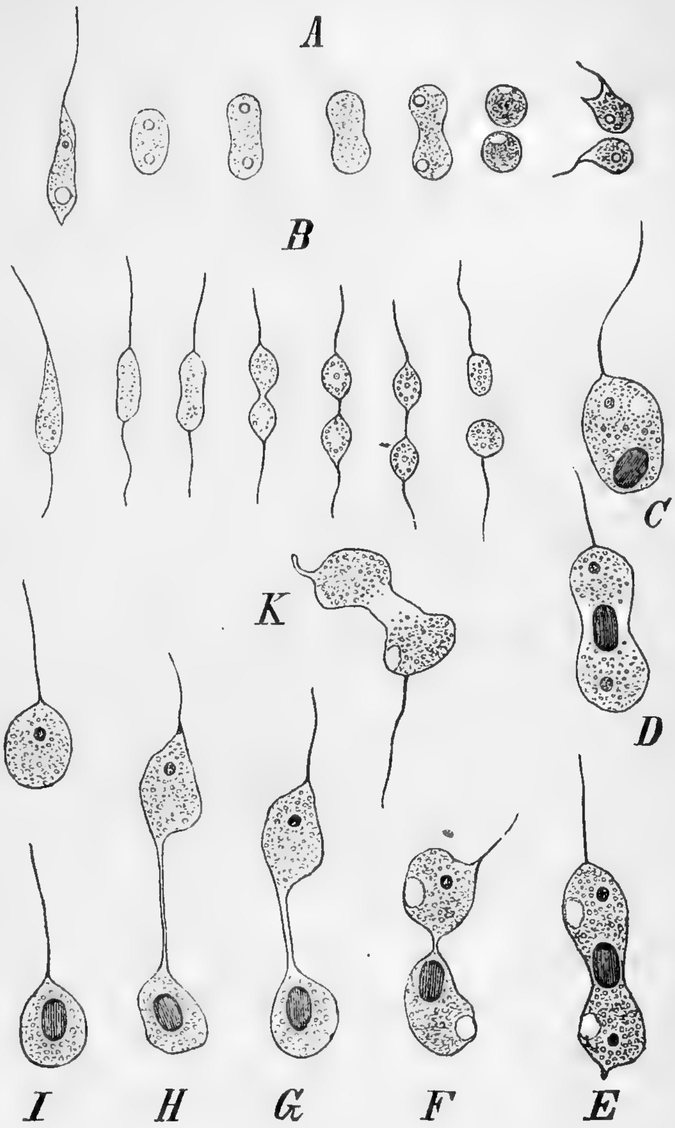


Fig. 2. (B. 448.)

Theilungsvorgänge bei Schwärmern von niederen und höheren Mycetozoen. A 390 fach. Ein einciliger Schwärmer von *Comatricha Friesiana* de Bary (= *Stemonitis obtusata* Fr.) in den verschiedenen Phasen der Zweitheilung nach de Bary. B 540 fach. Zweiciliger Schwärmer von *Diplophysalis stagnalis* Zopf mit den successiven Theilungszuständen. C—J 750 fach. Einciliger Schwärmer von *Mastigomyxa avida* Zopf mit seinen Theilungsstadien. Reihenfolge nach den Buchstaben. Die grossen dunklen Ingestakörper sind Schwärmsporen einer *Chlamydomonas*. K 750 fach. Zweiciliger Schwärmer derselben Art, Ingesta frei, sich gleichfalls zur Theilung anschickend. Die mittlere Region des Plasmakörpers körnchenfrei.

Der Vorgang stimmt mit dem für die höheren Mycetozoen bekannten zunächst darin überein, dass eine Streckung des Körpers erfolgt und die Theilungsrichtung senkrecht zur Längsachse des Schwärmers steht. Die Zoospore zieht aber auch während des Prozesses die Cilie oder die Cilien nicht ein, sondern bewegt sich mittelst derselben weiter. An grösseren Schwärmern, wie sie z. B. *Mastigomyxa avida* aufweist, lässt sich unschwer constatiren, dass vor Beginn der Einschnürung der ursprüngliche Kern sich in zwei theilt und beim Eintritt derselben statt der ursprünglichen Vacuole zwei, in jeder Hälfte eine auftreten (E). Die Theilung erfolgt nun in der Art, dass die Mitte des gestreckten Körpers, wo das Hyaloplasma körnchenfrei geworden, sich tiefer und tiefer einschnürt und dabei zu einem mehr oder minder langen, später zerreissenden Isthmus oder Faden auszieht (F—J). Derselbe kann, wie ich für *Mastigomyxa avida* sicher beobachtete, für die eine oder die andere Theilhälfte als Geissel bestehen bleiben! (J) Schwärmer, welche gröbere Nahrung aufgenommen, stossen diese vor der Theilung mitunter aus; im anderen Falle vertheilen sich die Ingesta auf beide Hälften, oder sie werden nur einer zugewiesen (Fig. 2, F—J).

Wenn man die Theilungsfähigkeit der *Monadinen*-Schwärmer bisher übersehen

hat, so liegt der Grund dafür einmal in der Kleinheit vieler Objecte, sodann in der relativ grossen Schnelligkeit des Vorgangs und endlich darin, dass auffällig häufige Theilungen nur unter ganz bestimmten äusseren Bedingungen auftreten, die herzustellen man vorläufig nicht in der Hand hat, und die man auf dem Wege des Zufalls nicht immer trifft.[1])

Zweifellos dürften sich die Theilungen unter gewissen Verhältnissen mehrere, vielleicht selbst viele Generationen hindurch fortsetzen. Zwar ist der direkte Beweis in dieser Richtung schwierig, da man die Theilzellen der ersten Generation in Folge ihrer lebhaften Agilität gewöhnlich nicht bis zu dem Punkte im Gesichtsfelde behalten kann, wo sie sich selbst wiederum zur Theilung anschicken. Allein es giebt eine indirekte Stütze für jene Annahme in der Thatsache (die für die höheren Mycetozoen auch DE BARY geltend macht), dass erstens die Zahl der Schwärmer bezüglich ihrer Höhe sehr bald in gar keinem Verhältniss steht zu der geringen Zahl der Cysten oder Sporen, denen die Zoosporen entstammen, und zweitens die Theilungen in derselben Objektträgerkultur oder in derselben Wirthszelle noch am 2. und 3. Tage u. s. w. fortdauern.

In einem isolirten Nitellenschlauche z. B., der mit Schwärmer bildenden Cysten von *Diplophysalis stagnalis* versehen auf dem Objektträger kultivirt wird, trifft man zunächst nur die Schwärmer, die aus den Cysten ausgeschlüpft sind. Obwohl nun von aussen keine Einwanderung erfolgen kann, sieht man in den nächsten Tagen die Schwärmerzahl sich ums Mehrfache vergrössern, sodass oft der ganze Schlauch von ihnen wimmelt. Ganz ähnliche Beobachtungen habe ich bezüglich einer in Vaucherien lebenden *Pseudospora*, an *Protomonas amyli* etc. gemacht).

In der Theilungsfähigkeit der Schwärmer, die jedenfalls eine ganz allgemein verbreitete Eigenschaft der Mycetozoen darstellt, ist ohne Zweifel ein höchst wichtiges Vermehrungs- und Verbreitungsmittel gegeben.[2])

D. Verbreitung der Schwärmerbildung.

Es giebt unter den Mycetozoen ganze Gruppen, welche keinen Schwärmzustand besitzen. Unter den niederen Mycetozoen (Monadinen) zeichnen sich wie zuerst CIENKOWSKI zeigte, durch den Mangel der Zoosporenbildung aus: die Vampyrellenartigen und die Monocystaceen. Sie treten dadurch in Gegensatz zu den zoosporenbildenden Monadinen und können diesen, den *Monadineae zoosporeae*, wie sie CIENKOWSKI[3]) bezeichnete, als *Monadineae azoosporeae* gegenüber gestellt werden.

Bei den höheren Mycetozoen (Eumycetozoen) finden wir ein ähnliches Verhältniss. Das Gros derselben besitzt Schwärmerbildung. Die von BREFELD[4]) entdeckten Dictyosteliaceen: *Dictyostelium mucoroïdes* und *Polysphondylium violaceum* aber sowie die Guttulineen bilden keine Schwärmsporen.

---

[1]) Neuerdings hat übrigens auch A. BRASS (Biologische Studien, Heft 1.) Schwärmertheilung bei niederen Mycetozoen beobachtet und einige meiner Originalzeichnungen zur Illustration der Thatsache benutzt.

[2]) Die Fähigkeit der Schwärmer, Zweitheilung einzugehen, ist bekanntlich auch bei verschiedenen anderen Gruppen niederer Organismen zu finden, so bei Euglenen und anderen Flagellaten, ferner bei Algen (namentlich den Chlorophyceen) und selbst bei Pilzen (Phycomyceten z. B. *Aphanomyces stellatus).*

[3]) Beiträge zur Kenntniss der Monaden (MAX SCHULTZE's Archiv I, pag. 213).

[4]) BREFELD, *Dictyostelium mucoroïdes.* Senkenbergische Gesellschaft 1870 und Schimmelpilze. Heft VI.

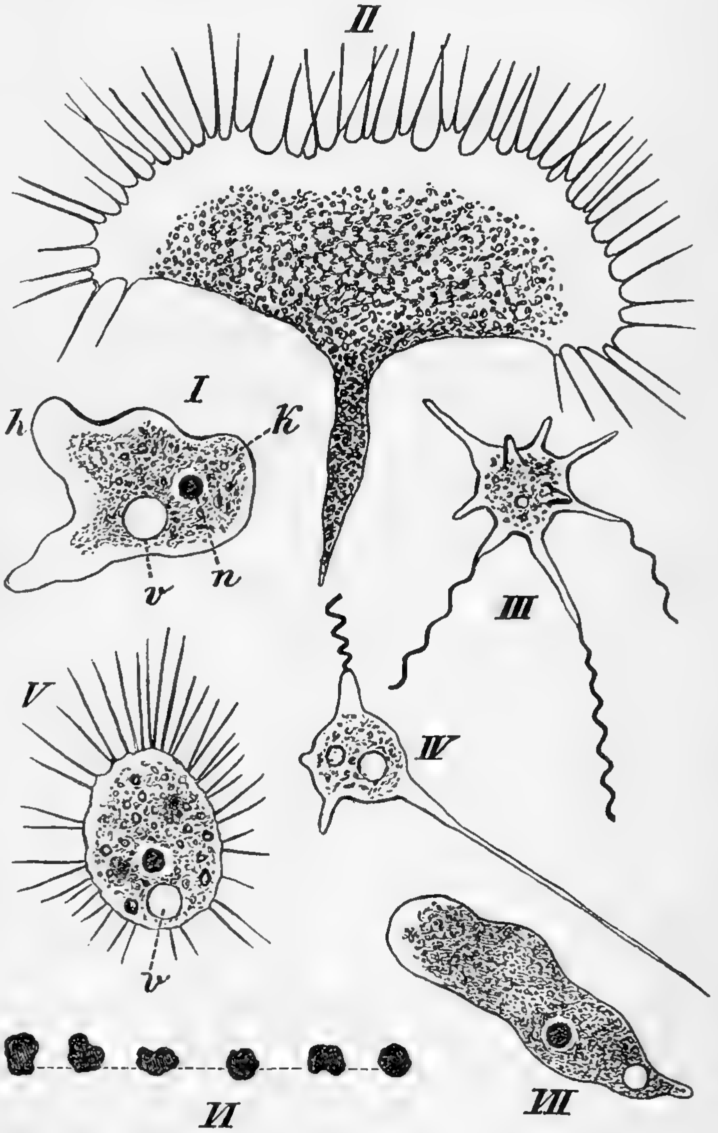
2. Das Amoebenstadium.

A. Struktur.

Die Amoebe stellt gleichfalls eine Primordialzelle dar, an der man stets Kern, Plasmasubstanz und Vacuolen unterscheiden kann. In dem Mangel der Cilie liegt der Hauptunterschied gegenüber der Zoospore.

a) Plasma.

Wir haben auch hier mit MAX SCHULTZE zu unterscheiden zwischen der Grundsubstanz (dem Hyaloplasma, Fig. 3, I h) und den in diese eingelagerten Körnchen (Körnchenplasma k). Die Grundsubstanz ist homogen, nur schwach lichtbrechend, indifferent gegen die gewöhnlichen Färbungsmittel und vermittelt durch ihre Contractilität die Bewegung. Die Körnchen dagegen besitzen stärkeres Lichtbrechungsvermögen, nehmen leicht gelöste Farbstoffe auf und werden durch die aktiven



(B. 449.) Fig. 3.
Amoebenformen. I. Gelappte Amoebenform, zu *Pseudosporidium Brassianum* Z. gehörig; h Hyaloplasma, k Körnchenplasma, n Kern, v Vacuole (nach BRASS). II. Amoebe von *Leptophrys vorax* (CIENK.). Das Plasma ist an der vorderen Peripherie in einem breiten Saume ganz körnchenfrei. Die Körnchen des Körnerplasmas sind, weil sie die Zwischenräume rundlicher, auf den ersten Blick wie Vacuolen aussehender Paramylumkörner ausfüllen, netzmaschenartig angeordnet, die zahlreichen Kerne bei diesem lebenden Objekt nicht wahrnehmbar. III. u. IV. 540 fach. Amoeben von *Spirophora radiosa* (Z) mit Pseudopodien, die theilweis zierlich korkzieherartig gekrümmte Enden zeigen. Kern nicht sichtbar. V. Amoebe von *Vampyrella pendula* CIENK. mit zahlreichen radienartig gestellten feinen Pseudopodien (*Actinophrys*-Form), in der Mitte der Kern mit seinem Hyaloplasmahof, seitlich eine Vacuole. VI. Kern derselben Amoebe in seinen verschiedenen Stadien amoeboïder Veränderung. VII. 1000 fach. Amoebe von *Copromyxa protea* (FAYOD) mit Kern und Vacuole — *Limax*-Form (nach FAYOD).

Bewegungen des Hyaloplasmas mitgeführt. Da die Körnchen in der Regel nur im mittleren Theile des Amoebenkörpers gelagert erscheinen, gewinnt es den Anschein, als ob das Hyaloplasma nur eine peripherische Schichte bilde (Ectoplasma, Rindenschicht), und der centrale Theil nur aus Körnchenplasma bestehe (Endoplasma, Markschicht[1]). Es ist dies die Ansicht von der concentrischen Schichtung des Amoebenkörpers, die man auch noch durch den Hinweis zu stützen sucht, dass die peripherische Schicht mehr der Contractilität, die innere mehr der Ver-

[1]) Diesen Ausdrücken entsprechen die zoologischerseits angewandten: Ectosark und Endosark.

dauung der Ingesta diene. — Fast durchgehends bleiben die Körnchen in einiger Entfernung vom Kern gelagert (Fig. 3, I, V, VII), sodass die nächste Umgebung dieses Körperchens aus körnchenlosem Hyaloplasma besteht. Wie es scheint, haben manche Beobachter diese Verhältnisse falsch gedeutet, nämlich den Hyaloplasmahof als Kern und den eigentlichen Kern als Kernkörperchen aufgefasst.

Die Ansicht von der Differenzirung des Amoebenkörpers in concentrische Schichten, wird neuerdings in weitgehendster Weise von A. Brass[1]) vertreten. Er nimmt vier Schichten an 1. das Bewegungsplasma, 2. das Athmungsplasma, 3. das Nahrungsplasma, 4. das Ernährungsplasma.

Das Bewegungsplasma entspricht dem Ectoplasma der Autoren, es übernimmt die Funktion der Bewegung und Nahrungsaufnahme. Nach innen soll sodann eine dünne, feinkörnige, die Athmung vermittelnde Schichte folgen: das Athmungsplasma. An diese schliesst sich nach innen eine dickere Schicht von zähflüssigem Plasma an, in das kleinere oder grössere Körnchen eingelagert sind, die aus assimilirter Nahrung bestehen: das Nahrungsplasma, wohin auch die Ingesta aufgenommen werden; und endlich folgt als innerste Lage der vorhin erwähnte dünne Plasmahof um den Kern: das Ernährungsplasma. Es ist meistens ziemlich scharf gegen das Nahrungsplasma abgegrenzt und sendet nach allen Richtungen Fortsätze in dasselbe hinein, um die Nahrung zu verdauen. Seine Thätigkeit ist also eine assimilatorische.

Ob diese Annahme einer weitgehenden Arbeitstheilung des Plasmas für so niedrig stehende Organismen, wie die Monadinen es ohne Zweifel sein dürften, sich als in der That begründet erweist, wage ich zur Zeit nicht zu beurtheilen, da meine Beobachtungen über diesen Punkt noch nicht abgeschlossen sind.

Von der oben erwähnten hyaloplasmatischen Grundsubstanz geht die Bildung der Pseudopodien aus. Nur ausnahmsweise wandern in diese die Körnchen mit hinein (z. B. *Vampyrella Spirogyrae* [aber nicht bei allen Individuen] und *Leptophrys vorax* Cienk.)

Bei den meisten Monadinen sind die Pseudopodien einfach, d. h. unverzweigt, oder nur gelegentlich zufällig verzweigt (so bei den Vampyrellen, *Pseudospora*-Arten, *Diplophysalis*). Eine bemerkenswerthe Ausnahme von dieser Regel machen *Gymnococcus perniciosus* Z. und *G. Fockei* Z., wo sogar mit mehr oder minder reicher Auszweigung ausgesprochene Anastomosenbildung combinirt ist welche den Amoeben plasmodialen Charakter im Sinne der höheren Mycetozoen verleiht, und bisher noch bei keinem monadinenartigen Mycetozoum beobachtet ward, mit Ausnahme von *Leptophrys vorax* (Cienk.), die wie schon Cienkowski zeigte, gelegentlich anastomosirende Zweige bildet.

Bezüglich der Form, Zahl und Stellung der Pseudopodien treten je nach den Gattungen vielfache Schwankungen auf: die Vampyrellen besitzen zahlreiche lange, dünne und spitze Fortsätze, die radienartig vom Körper ausstrahlen. Man hat solche Formen wegen der Aehnlichkeit mit den Amoeben der Rhizopodengattung *Actinophrys* als »actinophrys-artig« bezeichnet. Die nämliche Form finden wir auch bei *Diplophysalis*, *Protomonas amyli* und *Pseudospora*-Arten. Andere Mycetozoen bilden ausnahmslos nur ganz kurze, breite und stumpfe Pseudopodien von geringer Anzahl; bleibt dabei der Plasmakörper im Wesentlichen gestreckt, wie z. B. *Copromyxa protea* (Fayod), so haben wir die *Limax*-Form. (Fig. 3, VII.) Eine höchst charakteristische Pseudopodienform treffen

[1]) Biologische Studien. Heft 1.

wir bei *Spirophora radiosa* an, wo lange, relativ dicke Fortsätze am Ende zu höchst zierlichen und regelmässigen Spiralfäden umgestaltet werden (Fig. 3, III, IV).

Nach allen diesen Angaben kann es füglich keinem Zweifel unterliegen, dass bei manchen Monadinen die Pseudopodienbildung derartige Eigenthümlichkeiten aufweist, dass sie sehr wohl mit zur systematischen Unterscheidung verwandt werden dürften, nicht für sich allein, sondern im Verein mit anderen Charakteren.

Im Allgemeinen aber muss festgehalten werden, dass Grösse, Form, Zahl und Stellung der Pseudopodien, ebenso wie die Form des eigentlichen Amoebenkörpers ausserordentlich wechselt, sowohl mit dem Alter, der Bewegungsform, der Zunahme der Ingestamenge, als mit der Veränderung des Substrats, der Temperatur, der Sauerstoffzufuhr, und anderen Momenten. So werden, um nur einige Beispiele anzuführen, die in der Jugend langen, dünnen und spitzen Pseudopodien der *Charen* bewohnenden *Diplophysalis stagnalis* ZOPF im Alter der Amoebe dicker, minder zahlreich, kürzer und zur Zeit des Ueberganges in die Fructification stumpflappig. Frei schwimmend sind die Amoeben von *Vampyrella* mit allseitig ausstrahlenden Pseudopodien versehen (Fig. 3, V), bei der Nahrungsaufnahme oder beim Kriechen auf einem Algenfaden aber bekommen diese nach Form, Anordnung und Grösse einen ganz anderen Charakter.

Dazu kommt, dass oft die Amoeben verschiedener Arten, ja von Repräsentanten ganz verschiedener Gattungen bezüglich der Pseudopodienbildung, Struktur, Form und Grösse einander so vollkommen ähnlich erscheinen, dass man sie nicht unterscheiden kann und die Entwickelungsgeschichte erst studiren muss, um sagen zu können, wohin sie gehören. Das gilt vor allen Dingen für die höheren Mycetozoen. Früher, als man den relativen diagnostischen Unwerth der Amoebencharaktere nicht kannte, und von vielen Seiten die Ansicht gehegt wurde, dass manche Amoebe überhaupt keine weiteren genetischen Beziehungen aufzuweisen hätte, gründete man auf die Morphologie dieses Zustandes besondere Arten, und die Folge davon ist, dass viele dieser »Arten« nicht mit Sicherheit wiederzuerkennen, also für die Systematik werthlos sind.

b) Kern.

Für alle höheren Mycetozoen und alle Monadinen, die man darauf hin untersucht hat, konnte die Gegenwart eines Kerns in den Amoeben nachgewiesen werden, selbst für die Vampyrellen und *Protomonas amyli*, wo nach der Annahme CIENKOWSKI's, HAECKEL's und KLEIN's jener Körper fehlen sollte. Den Amoeben von *Leptophrys vorax* (CIENK.) und den (bezüglich ihrer Stellung noch zweifelhaften) Nuclearien CIENKOWSKI's kommen sogar mehrere resp. viele Kerne zu.[1])

Im Allgemeinen sind grosse Amoeben, wie z. B. die der meisten höheren Mycetozoen, sowie der Vampyrellen, des *Pseudosporidium Brassianum* Z. auch mit relativ grossen Kernen ausgestattet. Sehr kleine Amoebenformen (wie die von *Dictyostelium mucoroides*) besitzen auch entsprechend winzige Kerne.

Dem Nachweis der Kerne stellen sich mitunter besondere Schwierigkeiten entgegen, welche darin liegen, dass diese Körper durch grössere Anhäufung von Plasmakörnchen oder von aufgenommenen Fremdkörpern leicht verdeckt werden. Um diese Schwierigkeiten zu überwinden wird es nöthig, solche

---

[1]) Für *Leptophrys vorax* werde ich dies in meiner Arbeit: Ueber die niederen Pilzthiere noch näher begründen.

Individuen zur Untersuchung auszuwählen, welche möglichst ingesta- und körnchenfrei sind. Für gewisse Arten lässt sich auch die später mitgetheilte Methode der Sauerstoffentziehung[1]) mit Erfolg in Anwendung bringen, so für manche *Pseudospora*-artige Monadinen (wie z. B. *Protomonas amyli, Mastigomyxa avida* etc.).

Die Vampyrellen, die *Protomonas amyli* und *Pseudospora*-Arten besitzen nach meinen Beobachtungen amoeboide Kerne (Fig. 3, VI u. Erklärung), nach Brass auch *Pseudosporidium Brassianum* Z. Es liegt die Wahrscheinlichkeit vor, dass die Kerne aller anderen Monadinen die gleiche Eigenschaft zeigen. Theilung des Kerns als Einleitung zum Process der Zweitheilung des Amoebenkörpers wurde von Brass für *Pseudosporidium Brassianum* beobachtet, von mir auch bei Amoeben einer anderen Art gesehen.

c) Vacuolen.

Wie in den Schwärmern treten auch in den Amoebenzuständen Ansammlungen von aus dem Plasma abgeschiedener, wässeriger Flüssigkeit in Tropfenform auf (Vacuolen). Bei kleinen Objecten sind sie in Einzahl (Fig. 3, I. V. VII.) oder Zweizahl, bei grösseren meistens zu mehreren vorhanden (Fig. 4, III. II). Entsprechend dem grösseren Volumen des Amoebenkörpers besitzen sie meist grösseren Durchmesser, als die Schwärmer-Vacuolen. Man hat wie bei der Schwärmerform zu unterscheiden zwischen ruhenden und pulsirenden Vacuolen. Letztere sind dadurch charakterisirt, dass sie plötzlich verschwinden, um an derselben Stelle wieder aufzutreten. Jene Erscheinung beruht, wie bei den niederen Thieren (Infusorien)[2]) darauf, dass sie sich nach aussen entleeren. Sie sind mithin Secretionsorgane primitivster Art.

Nach Rossbach enthalten die im Infusorienkörper befindlichen contractilen Vacuolen (ausser Wasser) zugleich Produkte der in der Zelle sich abspielenden Oxydationsprocesse, und bei den Mycetozoen, höheren wie niederen, dürfte die Sache sich ganz ähnlich verhalten. Es ist dies um so wahrscheinlicher, als K. Brandt[3]) an einer grossen Amoebe, die vielleicht den Mycetozoen zugehört, die interessante Thatsache eruirt hat, dass der Tropfen der pulsirenden Vacuole Säure enthalten kann. Bei Zusatz von Haematoxylinlösung fand er nämlich, dass der Tropfen erst gelb, dann braun wird, eine Erscheinung, die nur so zu erklären ist, dass das durch den Plasmakörper nach der Vacuole gelangende Haematoxylin daselbst Säure vorfindet.

Nach Rossbach's Untersuchungen zu schliessen, dürfte die Frequenz der Pulsationen bei den Mycetozoen gleichfalls in Abhängigkeit stehen von der Temperatur, vom Sauerstoffzutritt etc. Eine besondere membranartige Umhüllung besitzen die pulsirenden Vacuolen nicht, daher auch (in grösseren Amoeben) häufiges Verschmelzen derselben.

---

[1]) Siehe den physiologischen Abschnitt.

[2]) Rossbach, Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physik. Agentien und Arzneimittel (Verhandl. d. med. phys. Ges. zu Würzburg 1872.)

[3]) Färbung lebender einzelliger Organismen. Biol. Centralbl. 1882. — Vergleiche auch de Bary, Mycetozoen, pag. 41 u. 81. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, pag. 398. — Brass, Biologische Studien. Heft I, pag. 61. — Für thierische Objecte *(Actinophrys Eichhornii)* wies zuerst Zenker (Schultze's Archiv 1866, Bd. II) die Entleerung der puls. Vac. nach. Vergl. auch: Klebs, Ueber die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien (Unters. aus dem bot. Inst. Tübingen, Bd. I, Heft 2).

Bei *Leptophrys vorax* (CIENK.) scheint übrigens die Bildung von Vacuolen gänzlich zu unterbleiben.

d) Accessorische Inhaltsbestandtheile.

α. Paramylum.

In dem Plasma der Amoebenzustände (Fig. 3 II, Fig. 4 VII nebst Erkl.) (sowie der Cystenzustände) von *Leptophrys vorax* (CIENKOWSKI) habe ich neuerdings eigenthümliche Körperchen nachgewiesen[1]), welche bezüglich ihrer morphologischen und chemischen Beschaffenheit den Charakter von Paramylum tragen, eines Stoffes, den man bisher durch FOCKE's[2]), CARTERS[3]), STEIN's[4]), SCHMITZ's[5]) und KLEBS[6]) Untersuchungen nur für die Familie der *Euglena*-artigen Organismen kannte. Bei der genannten Monadine erscheinen die Körperchen rundlich, durch gegenseitigen Druck bisweilen von eckigem Aussehen. Ihr sehr geringer Durchmesser, der gewöhnlich nicht über 4 mikr. hinausgehen dürfte, ist schwankend. Es findet sich eine deutliche concentrische Schichtung vor. Als Reactionen, welche gleichfalls auf die Paramylum-Natur hinweisen, mögen folgende hervorgehoben werden: Durch Jodjodkaliumlösung und Chlorzinkjodlösung nicht gelöst, nicht gefärbt, oder doch nur schwach gelbgrünlich; durch etwa 10 % Kalilösung augenblicklich gelöst, durch concentrirte Schwefelsäure gleichfalls schnell gelöst.

β. Oxalsaurer Kalk.

Bei verschiedenen frei lebenden, zu den *Monadineae azoosporeae* gehörenden Mycetozoen habe ich im Amoebenplasma sowohl, als im Plasma der Cystenzustände sehr stark lichtbrechende, krystallähnliche Körperchen beobachtet, deren Zahl mit dem Alter der Amoebe wächst. Sie werden von Alkalien nicht angegriffen, durch Säuren aber, wie mässig concentrirte Salzsäure oder Schwefelsäure allmählich und ohne Gasentwickelung gelöst, dürften also wohl aus oxalsaurem Kalk bestehen.

Ganz ähnliche Körperchen kommen übrigens auch im Plasma der Amoeben mancher Rhizopoden vor (z. B. von *Cochleopodium pellucidum* HERTWIG und LESSER). FRANZ EILHARD SCHULZE[7]) beschreibt sie als »stark lichtbrechende Körperchen von eckiger, an Krystalle erinnernder Form« und weist darauf hin, dass bereits AUERBACH[8]) im Körper von »*Amoeba bilimbosa*« ähnliche Gebilde gesehen[9]).

γ. Farbstoffe.

In den Amoeben einiger Monadinen hat man Farbstoffe in gelöster Form nachgewiesen. So fand CIENKOWSKI[10]) einen ziegelrothen Farbstoff bei *Leptophrys vorax* (CIENKOWSKI), den Vampyrellen, und HAECKEL[11]) einen orange-

---

1) Näheres in meiner später folgenden Abhandlung über niedere Mycetozoen.

2) Physiologische Studien, Heft II.

3) Ann. and. Mag. of. Nat. Hist. 1856 vol XVIII.

4) Der Organismus der Infusionsthiere, III.

5) Die Chromatophoren der Algen, Bonn 1883. — Zur Kenntn. d. Chromat. (Jahrb. XV.)

6) Organisation einiger Flagellaten-Gruppen, pag. 269 ff.

7) MAX SCHULTZES Archiv. Bd. 11, pag. 340.

8) Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie, 1856. Bd. 7, pag. 274.

9) Vielleicht bestehen die kleinen Krystalle, die GRUBER (Ueber einige Kerntheilungen, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38) für *Amoeba proteus* abbildete (Taf. XIX, Fig. 9), auch aus Kalkoxalat.

10) Beiträge zur Kenntniss der Monaden. (MAX SCHULTZE's Archiv I.)

11) Studien über Moneren.

gelben bei seiner *Protomyxa aurantiaca.* Dass diese Farbstoffe von dem veränderten Chlorophyllfarbstoff der Nähralgen herrühren, ist für die Vampyrellen und *Leptophrys* leicht nachzuweisen und nach HAECKEL auch für *Protomyxa* sehr wahrscheinlich.

B. Theilung.

Unter Voraussetzung gewisser Bedingungen vermehren sich die Amoeben, ähnlich den Zoosporen, durch Zweitheilung.

Für die niederen Mycetozoen wurde diese Thatsache zuerst constatirt von CIENKOWSKI[1]) an *Nuclearia,* später von HÄCKEL[2]) für *Protomonas Huxleyi* (nebst verschiedenen anderen, vielleicht auch in den Entwicklungsgang von Monadinen gehörigen Amoebenformen *(Frotamoeba primitiva, Pr. agilis* und *P. Schultzeana),* von FRANZ EILH. SCHULZE[3]) für *Amoeba polypodia,* die vielleicht auch den Monadinen zugehört, von FAYOD[4]) für *Copromyxa protea,* von BRASS[5]) für *Pseudosporidium Brassianum mihi* und von mir für *Leptophrys vorax* nachgewiesen worden. Mit Bezug hierauf lässt sich vermuthen, dass die Amoebentheilung bei allen Monadinen vorkommt.

Für die höheren Mycetozoen wurde die Theilungsfähigkeit der Amoeben für verschiedene Arten zuerst von DE BARY[6]), dann von CIENKOWSKI[7]), von BREFELD[8]) (an *Dictyostelium mucoroïdes* und *Polysphondylium violaceum)* und von FAMINTZIN und WORONIN l. c. (an *Ceratium hydnoïdes* und *porioïdes)* gezeigt.

Der Process verläuft im Wesentlichen in derselben Weise, wie bei der Schwärmerform. Zunächst tritt eine Streckung des Plasmakörpers ein und darauf eine senkrecht zur Längsachse erfolgende Einschnürung, die schliesslich zur Trennung in etwa zwei gleichgrosse Hälften führt (Fig. 4, V, VII). Während dieser Vorgänge bleibt die Pseudopodienbildung entweder in der gewöhnlichen lebhaften Weise bestehen *(Leptophrys vorax)* oder die Plasmafortsätze werden eingezogen und der Körper zeigt somit nur schwache Metabolie *(Protamoeba primitiva* HÄCKEL, *Copromyxa protea* (FAYOD).

Wie BRASS für *Pseudosporidium Brassianum mihi* beobachtete und ich selbst bestätigen kann, theilt sich der Kern vor Beginn der Einschnürung des Amoebenkörpers in zwei Tochterkerne.[9]) Neuerdings hat auch GRUBER[10]) Theilung des Kernes

---

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Monaden. MAX SCHULTZE's Archiv I, pag. 225, tab. XIV. Fig. 76.

[2]) Studien über Moneren.

[3]) Rhizopodenstudien (in MAX SCHULTZE's Archiv, Bd. XI. pag. 592. Taf. 36. Fig. 2).

[4]) Botanische Zeitung. 1883.

[5]) Biologische Studien, Heft I.

[6]) Mycetozoen.

[7]) Das Plasmodium, PRINGSH. Jahrb. III.

[8]) *Dictyostelium mucoroïdes* und Schimmelpilze, Heft VI.

[9]) BRASS schildert das genauere Verhalten des Kernes in folgender Weise: Nachdem sich der Kern eine Zeit lang, und zwar verhältnissmässig schnell, amoeboïd bewegt hat (Fig. 4, IV a b c), nimmt er definitive bisquitförmige Gestalt an (d e); es treten dann 1—2 Vacuolen in ihm auf, die dann wieder verschwinden; endlich sieht man in der Mitte der Bisquitfigur eine scheinbar feinkörnige, hellere Platte auftreten (f), die endlich, nachdem sie sich etwas in Richtung der Kernachse gestreckt, in der Mitte durchreisst. Die jungen Kerne zeigen nun auch etwas amoeboïde Bewegungen, wobei die Reste der Mittelplatte schwinden. Nach einiger Zeit rücken die Kerne aus einander (g). Die umgebende Plasmamasse schnürt sich nun auch der Lage der Kerne entsprechend ein (g).

[10]) Ueber Kerntheilungsvorgänge bei einigen Protozoen (Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 38. pag. 388. Fig. 13—20 auf Tafel XIX).

bei einer wahrscheinlich zu den Monadinen gehörigen Amoebe beobachtet (F. 4, I—III). Bei der vielkernigen *Leptophrys vorax* geht etwa die Hälfte der Kerne in die eine, die andere Hälfte in die andere Tochteramoebe über.

An den Theilungsstadien von *Leptophrys vorax* (Fig. 4, VII) habe ich immer den Eindruck bekommen, als ob der Theilungsakt nicht der Ausdruck einer morphologischen und physiologischen Nothwendigkeit sei, sondern vielmehr eine zufällig gewaltsame Zerreissung vorliege, veranlasst dadurch, dass die beiden Enden des stark gestreckten Körpers sich energisch nach zwei verschiedenen Richtungen bewegen, bis ihr Zusammenhang nicht länger möglich ist. Die Theilhälften sind daher keineswegs immer, sondern nur zufällig einmal gleich, auch die Kernzahlen, wie es scheint, ungleich. Uebrigens fliesst auch, sobald die eine Hälfte einmal geringere Energie der vorwärts strebenden Bewegung entwickelt, das Plasma derselben ganz oder theilweis zur andern zurück und die Trennung unterbleibt, wenigstens für kürzere oder längere Zeit.

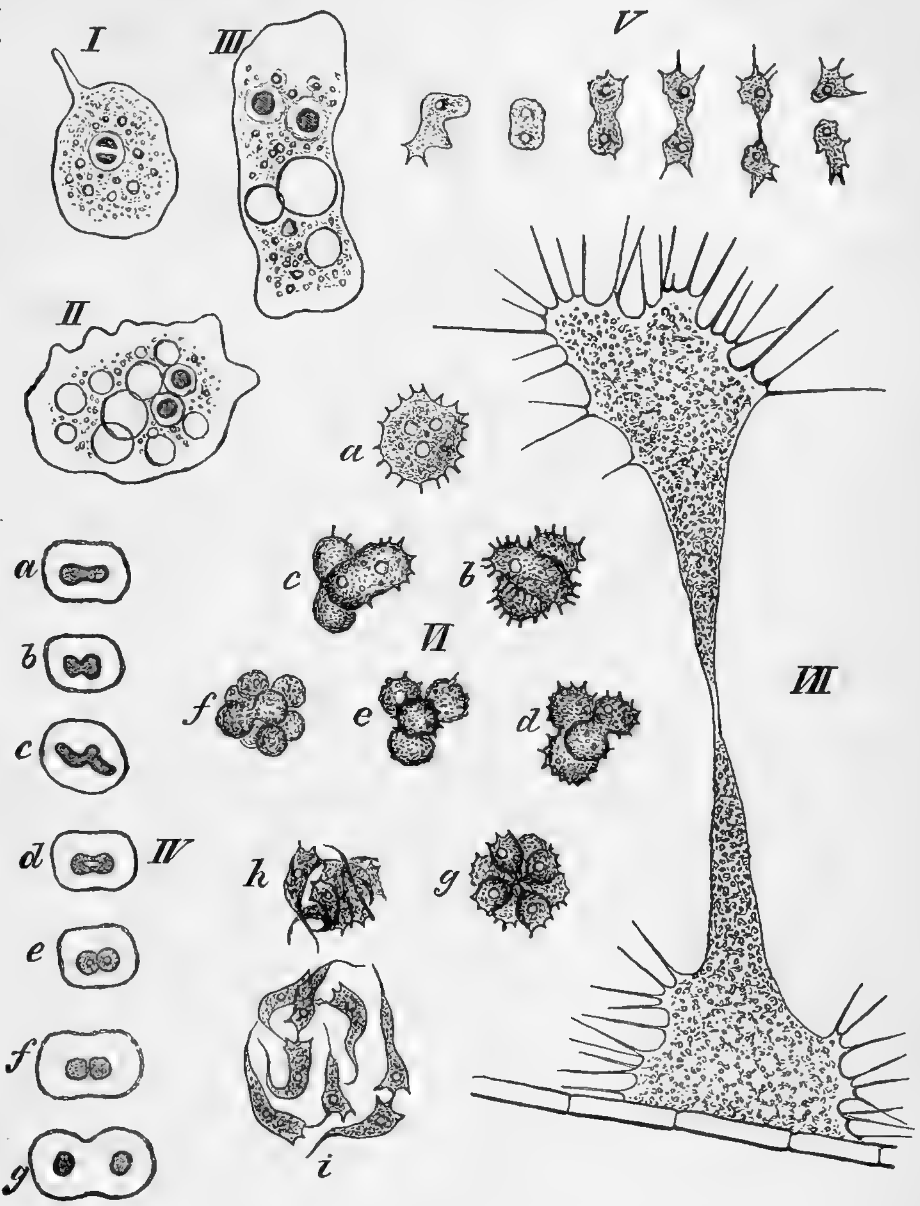


Fig. 4. (B. 450.)

Theilungsstadien von Amoeben und deren Kernen. I u. II. Kerntheilung bei durch Alkohol abgetödteten und mit Pikrocarmin gefärbten Individuen einer nicht näher bestimmbaren Amoebe (nach GRUBER). Bei I ist der von hellem Plasmahofe umgebene Kern (von GRUBER als Kernkörperchen gedeutet) bereits getheilt, aber die Tochterkerne noch dicht bei einander liegend, in Fig. II haben sich die Tochterkerne abgerundet und mit hellem Plasmahof umgeben. III 740 fach. Eine ähnliche Amoebe lebend, mit 2 Tochterkernen (n. d. Nat.). Die Kreise sind Vacuolen. IV Theilungsvorgänge am Zellkern von *Pseudosporidium Brassianum* nach BRASS. V Theilungsphasen einer Amoebe von *Polysphondylium violaceum* BREF. (nach BREFELD). VI 320fach. Eine Amoebe von *Ceratium hydnoïdes* (a), eben der Spore entschlüpft, mit den successiven Stadien wiederholter Zweitheilung (b—i). Sie führt zur Bildung von 8 Zoosporenform annehmenden Körperchen (i) (nach FAMINTZIN und WORONIN). VII 400 fach. Amoebe von *Leptophrys vorax* (CIENK.) im letzten Stadium der Theilung: die eine Hälfte strebt energisch nach der einen, die andere nach der entgegengesetzten Seite; a Algenfaden, an dem sich die eine Hälfte angeschmiegt hat. Die scheinbaren Vacuolen in dem verbreiterten Theile des Plasmakörpers sind *Paramylum*-Körner (n. d. Nat.).

In Rücksicht auf die oft massenhafte Anhäufung der Amoeben liegt die Ver-

muthung nahe, dass sich die Zweitheilung durch mehrere, vielleicht viele Generationen hindurch wiederholen kann. Auf direktem Wege lässt sich dieser Nachweis bei den meisten Mycetozoen sehr schwer führen, aus Gründen, die bereits bei Besprechung der Schwärmertheilung hervorgehoben wurden. Allein es sind doch einige Mycetozoen bekannt, bei denen der direkte Nachweis unschwer erbracht werden kann, nämlich: *Ceratium hydnoïdes* und *porioïdes*. Wie FAMINTZIN und WORONIN in Wort und Bild darlegten, bleiben nämlich die Tochter-Amoeben erster Generation bei einander liegen, bilden durch Zweitheilung eine zweite und auf demselben Wege eine dritte Generation, so dass aus der ursprünglichen Amoebe 8 später schwärmfähig werdende Amoeben entstehen (Fig. 4, VI). Bei dieser successiven Theilung erfolgt zugleich eine continuirliche Grössenabnahme, ein Moment, das vielleicht in dieser Ausdehnung bei anderen Mycetozoen nicht wiederkehrt, weil die Amoeben vor jeder weiteren Theilung durch Nahrungsaufnahme Vergrösserung ihres Körpers erfahren.

Was die Bedingungen für die Zweitheilung der Amoebenzustände anlangt, so scheinen sie nach den Arten zu schwanken. Bei manchen Mycetozoen müssen die Amoeben erst eine gewisse Grösse erreicht, oder ein gewisses Quantum von Nährmaterial aufgespeichert haben. So sind z. B. nach BREFELD die sehr kleinen, jugendlichen Amoebenzustände von *Dictyostelium mucoroïdes*, wie sie eben der Spore entschlüpft sind, zur Theilung unfähig; wogegen die grossen Amoeben von *Ceratium* nach FAMINTZIN und WORONIN unmittelbar nach ihrer Geburt Theilungen eingehen. Auch bei *Leptophrys vorax* habe ich immer nur grosse, gut genährte Amoeben-Exemplare in Theilung beobachtet. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind auch äussere Agentien, wie Temperatur, Sauerstoffzutritt, Concentration des Mediums etc. von Einfluss auf die Zweitheilungs-Fähigkeit; doch fehlen hierüber noch besondere Beobachtungen und Experimente.[1])

C. Nahrungsaufnahme.

Vermöge ihrer Grösse und vermöge der Bildung von Pseudopodien sind die Amoeben, den Schwärmern gegenüber, nicht bloss zu reichlicherer Nahrungsaufnahme befähigt, sondern, auch zur Aufnahme grösserer, fester Körper.

Sie benutzen die Pseudopodien gewissermaassen als Fangarme, indem sie dieselben auf den aufzunehmenden Körper zutreiben und letztere mittelst derselben umfliessen. Ist der betreffende Körper möglichst allseitig umflossen, so contrahiren sich die Pseudopodien und der Fremdkörper gelangt so in den Plasmaleib hinein. Bei *Diplophysalis stagnalis* und *Nitellarum* spinnen sich die Pseudopodien oft in sehr lange, dünne Fäden aus, die von einem Chlorophyllkorn zum andern reichen und diese Nahrungstheile allmählich heranlootsen, bis sie in den Amoebenkörper eintauchen. Die Amoeben der parasitischen Monadinen, die sich des Inhalts der Wirthszellen bemächtigen, durchbohren erst deren Membran, indem sie mittelst eines dicken Pseudopodiums sich an dieselbe heransetzen und sie an einer engumschriebenen Stelle, wahrscheinlich durch Ausscheidung eines Ferments, auflösen, ein Process, der sich z. B. bei *Vampyrella Spirogyrae* in wenigen Sekunden vollziehen kann. Dann erst treiben sie von dem nunmehr ins Innere reichenden dicken Pseudopodium feinere und längere Pseudopodien, die Chlorophyll, Stärke, Zellkerne etc. heranholen. Das Heranziehen erfolgt bei manchen Arten, wie z. B.

---

[1]) In Bezug auf letzteren Punkt giebt übrigens FAYOD an, dass der Theilungsprocess der Amoeben von *Copromyxa protea* sich nur in verdünnter, rein gebliebener Flüssigkeit (Mistdecoct) gut und reichlich abspielt.

bei Vampyrellen, mitunter schnell, mit einem einzigen Ruck, so dass oft der ganze Inhalt der Wirthszelle auf einmal in den Amoebenkörper hineingezogen wird, wie auch schon früher CIENKOWSKI und neuerdings KLEIN beobachteten.

Dass durch reichliche Aufnahme fester, namentlich gefärbter Nahrung die Structur des Amoebenkörpers verdeckt und ein Studium derselben gänzlich unmöglich werden kann, ist selbstverständlich, und für die Vampyrellen die *Pseudospora*-Arten etc. nur zu wohl bekannt. Dieser Uebelstand lässt sich jedoch für gewisse Monadinen dadurch beseitigen, dass man die Amoeben zwingt, ihre Ingesta auszustossen, was mittelst besonderer Methode, die ich seit längerer Zeit anwende, mit Sicherheit gelingt.[1]) Gewisse Monadinen Amoeben stossen übrigens die unverdaulichen Nahrungsreste schon von selbst aus, ohne dass man zu künstlichen Mitteln seine Zuflucht zu nehmen braucht (*Gymnococcus Fockei* ZOPF).

In Folge fortgesetzter Ernährung vergrössern sich die Amoeben im Laufe der Zeit ums Mehr- bis Vielfache, wie man namentlich für die Monadinen (z. B. *Diplophysalis stagnalis, Pseudospora parasitica* und andere Pseudosporen, *Gymnococcus Fockei*, Vampyrellen etc.) leicht constatiren, aber auch bei höheren Mycetozoen (z. B. *Dictyostelium mucoroïdes*) nachweisen kann. Dabei findet auch ein Wachsthum der Kerne statt, sowie meistens Vergrösserung und Vermehrung der Vacuolen.

D. Bewegungsart.

Die Locomotion der Amoeben wird bei der überwiegenden Mehrzahl der Mycetozoen ausschliesslich in der Weise bewirkt, dass das Hyaloplasma entweder nach einer Seite hin Pseudopodien entwickelt und auf der andern Seite solche einzieht, oder in der Weise, dass an einer Stelle die Hyaloplasmamasse einen mehr oder minder breiten, körnchenlosen Saum vorschiebt (Fig. 3 II). Bei grossen Amoeben, wie denen von *Leptophrys vorax* (CIENK.) findet man häufig beide Modi combinirt. Eine sehr eigenthümliche Locomotionsweise hat FAYOD[2]) bei *Copromyxa protea* (FAY.) beobachtet. Dieselbe besteht in einem eigenthümlichen Vorschnellen der Amoeben ums Zwei- bis Vierfache ihrer Körperlänge unter plötzlicher, aber auch schnell wieder verschwindender Abrundung des Körpers. Er beobachtete diese sonderbare, an das Hüpfen von Chytridiaceen-Schwärmern erinnernde Erscheinung nur am Rande des Nährtropfens oder in Condensationströpfchen des Culturapparates.

E. Verbreitung der Amoebenform.

Unter den höheren Mycetozoen ist die Amoebenform überall vorhanden, und wenn der bezügliche Nachweis auch noch nicht für jede einzelne Gattung geführt worden ist, so giebt uns doch die sonstige Analogie in der Entwicklungsweise genügenden Anhalt für jene Annahme.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Monadinen. Hier giebt es ein paar Gattungen, die den *Monadineae zoosporeae* angehören, wo nach den bisherigen Untersuchungen ein Mangel der Amoebenform anzunehmen ist, und zwar sind dies die Gattungen *Colpodella* und *Mastigomyxa*.

F. Verhältniss der Amoebenform zur Zoosporenform.

Schwärmerstadium und Amoebenzustand stehen bei allen Schwärmer producirenden Mycetozoen in genetischen Beziehungen zu einander, und zwar in der

---

1) Man sehe: Verhalten gegen Sauerstoff.

2) Ein Beitrag zur Kenntniss niederer Myxomyceten. Bot. Zeit. 1883. pag. 171.

Regel in dem Sinne, dass die Amoebenbildung unmittelbar auf die Schwärmsporenbildung folgt, als Ausdruck einer vorschreitenden Entwicklung. Nur bei wenigen Arten wurde auch das umgekehrte Successionsverhältniss beobachtet und zwar für *Ceratium hydnoïdes* und *C. porioïdes* von FAMINTZIN und WORONIN, für *Pseudospora parasitica* von mir. Doch dürfte dasselbe auch bei anderen Mycetozoen vorkommen, wenn auch nur unter besonderen Ernährungsbedingungen. Für die genannten *Ceratium*-Arten liegen folgende Beobachtungen vor: Die Spore keimt zu einer Amoebe (Fig. 4, VIa) aus. Letztere theilt sich zunächst in 2 (b c), dann in 4 (d e) und endlich in 8 Zellen (f g), die, zunächst maulbeerartig zusammenliegend, sich später trennen und Geisseln erhalten (h i). So entstehen aus der ursprünglichen Amoebe 8 Schwärmer, welche sich nachträglich wieder zu Amoeben entwickeln. Bei *Pseudospora parasitica* werden die aus der Spore oder der Zoocyste hervorgegangenen Schwärmer zu Amoeben, diese können dann unter gewissen Nährverhältnissen wieder zur Schwärmerbildung zurückgehen (und zwar ohne vorherige Theilung) und an dem Schwärmstadium wieder in den Amoebenzustand eintreten. Bezeichnen wir das Amoebenstadium mit A, das Schwärmerstadium mit S, so ist die Aufeinanderfolge nach dem jetzigen Stande der Kenntnisse entweder S. A. oder A. S. A. oder S. A. S. A.

G. Vorkommen der Amoebenform bei andern Organismen.

Die Fähigkeit, Amoebenzustände zu erzeugen, kommt keineswegs den Mycetozoen allein zu. Wir finden vielmehr dieses Entwickelungsstadium sowohl bei einer bedeutenden Anzahl typischer Thiere, als bei einigen wenigen typischen Pflanzen. Unter jenen sind es die Rhizopoden und zwar die Untergruppen der Amoebiden, Monothalamien und Heliozoen; unter den letzteren gewisse einfach organisirte Pilze aus der Gruppe der Algenpilze (Phycomyceten), und zwar gehören dieselben der Familie der Chytridiaceen an. Einen ausgeprägt amoeboiden Zustand besitzen z. B. *Reesia amoeboïdes* FISCH[1]), *Olpidiopsis Saprolegniae* FISCHER und Repräsentanten von *Woronina* und *Rozella*[2]). Nach eigenen Untersuchungen[3]) kommt ein amoebenartiger Zustand auch bei einer *Rhizidiee* und zwar bei *Amoebochytrium* vor, wo selbst die Kerne stark amoeboïden Charakter tragen.

3. Plasmodienstadium[4]).

Die vegetativen Zellen der Mycetozoen, soweit sie durch das Amoebenstadium repräsentirt werden, haben die eigenthümliche Tendenz, Coenobien zu bilden, welche nackte Plasmamassen darstellen und darum seit CIENKOWSKI als Plasmodien bezeichnet werden. Sie können auf zwei verschiedenen Wegen entstehen: erstens durch blosse Aneinanderlagerung (Aggregation) der Amoe-

---

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Chytridiaceen. Erlangen 1884.

[2]) FISCHER, Ueber die Stachelkugeln in den Saprolegniaschläuchen. Bot. Zeit. 1880 und Untersuchungen über die Parasiten der Saprolegnien. PRINGSH. Jahrb. 1882. Bd. XII.

[3]) Zur Kenntniss der Phycomyceten. Nova Acta der Leopold. Akademie. Bd. 47.

[4]) Literatur. Hauptschriften: DE BARY, Die Mycetozoen, pag. 35—54 und 86—92. — CIENKOWSKI, Das Plasmodium (PRINGSH. Jahrb. III, pag. 400 ff.). — BREFELD, Dictyostelium mucoroïdes, ein neuer Organismus aus der Verwandtschaft der Myxomyceten (Abhandl. der Senkenb. Gesellschaft, Bd. VII, 1869). — KLEIN, Vampyrella, ihre Entwickelung und systemat. Stellung (Bot. Centralblatt. Bd. XI, 1882). — BREFELD, Schimmelpilze, Heft VI: Polysphondylium violaceum — VAN TIEGHEM, Sur quelques Myxomycètes a plasmode agrégé. Soc. bot. de France 1880, pag. 317.

ben und zweitens durch Concrescenz oder Fusion dieser Zustände, ein Prozess der sich des Näheren dadurch charakterisirt, dass Hyaloplasma mit Hyaloplasma verschmilzt, Körnchenplasma mit Körnchenplasma sich vereinigt, die Kerne aber getrennt bleiben. Plasmodien ersterer Art könnte man als Pseudoplasmodien oder Aggregatplasmodien, Plasmodien letzterer Art als echte Plasmodien oder Fusionsplasmodien bezeichnen. Bei der Bildung von Pseudoplasmodien bleibt augenscheinlich die Individualität der einzelnen

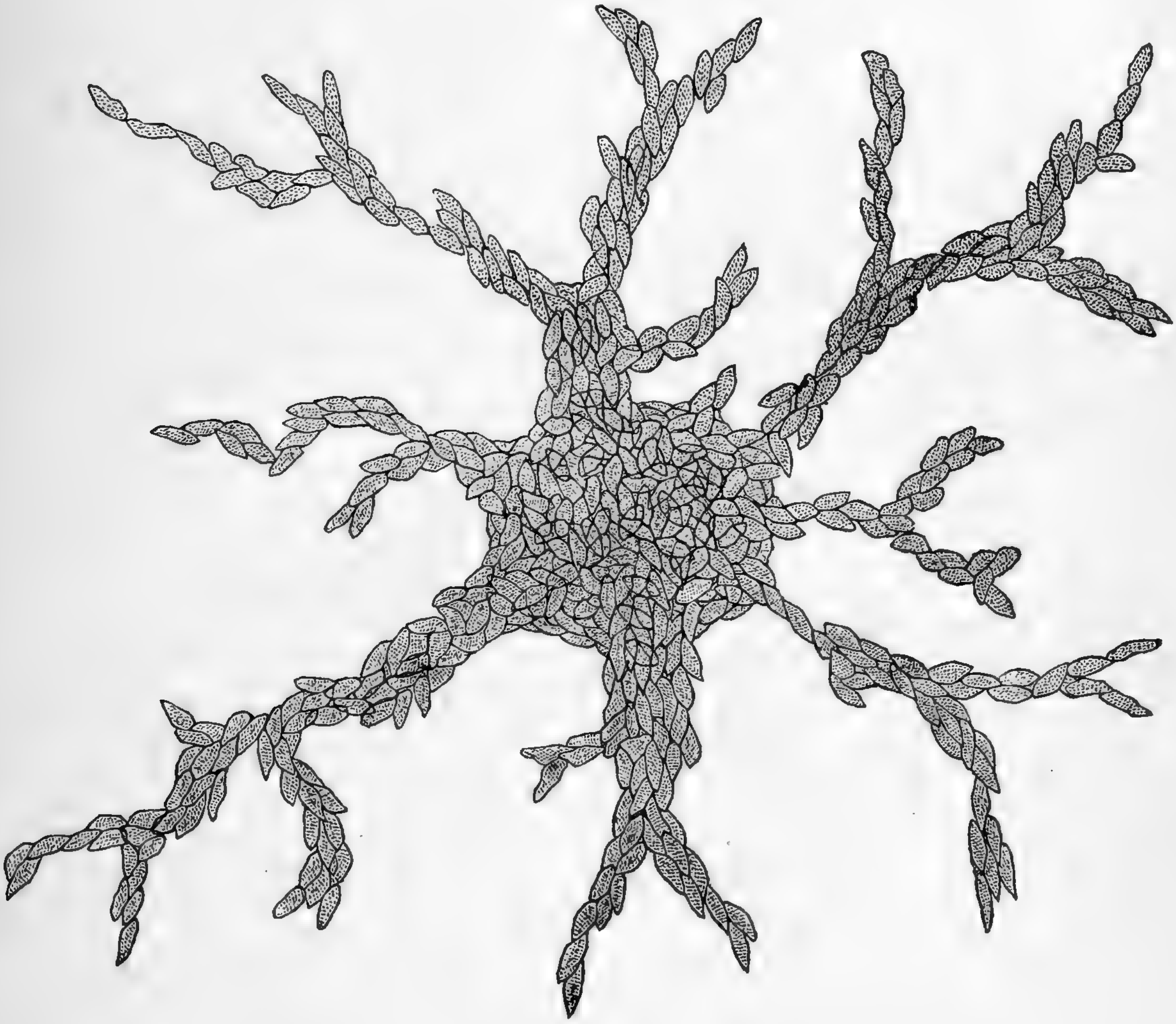


Fig. 5. (B. 451.)
540:1 *Pseudoplasmodium* von *Dictyostelium mucoroïdes* Bref. halb schematisirt, um die Zusammenlagerung der Amoeben deutlicher hervortreten zu lassen.

vegetativen Zelle gewahrt, bei der Bildung der Fusionsplasmodien aber wird sie aufgehoben und das Plasmodium selbst auf die Stufe eines im gewissen Sinne individualisirten Körpers gehoben.

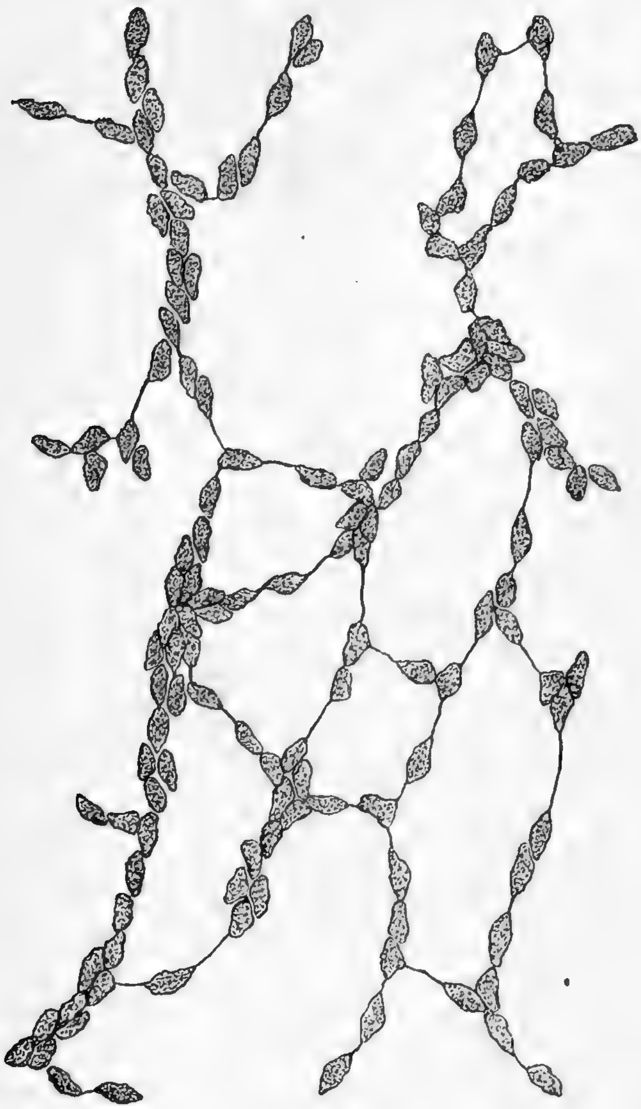
Der Aggregationsvorgang kann, wie Brefeld ganz richtig betont, nicht wohl als Sexualact aufgefasst werden. Aber selbst auch für die Fusion wird man einen sexuellen Vorgang nicht annehmen dürfen und zwar in Rücksicht auf den massgebenden Umstand, dass eine Verschmelzung der Kerne, wie sie sonst bei sexuellen Prozessen im Pflanzen- und Thierreiche stattfindet, hier bestimmt unterbleibt.

1. Das Pseudoplasmodium oder Aggregatplasmodium.[1])

Die Bildung von Pseudoplasmodien wurde bisher nur für die höheren Mycetozoen nachgewiesen und zwar für die Familien der Dictyosteliaceen *(Di-*

[1]) Plasmode agrégé bei van Tieghem l. c.

ctyostelium mucoroïdes, Acrasis granulata, Polysphondylium violaceum) und Guttulineen, wo der Prozess nach BREFELD's, CIENKOWSKI's und VAN TIEGHEM's Untersuchungen folgendermassen vor sich geht: Eine Anzahl von Amoeben kriecht nach einem Punkte hin zusammen, durch Neben- und Uebereinanderlagerung ein kleines Häufchen formirend. Letzteres wird gewissermaassen zu einem Attractionscentrum für andere Amoeben der Cultur. Sie wandern demselben zu, mehr oder minder geschlossene, unregelmässige Stränge mit convergirender Richtung bildend (Fig. 5) und endlich zu einem grossen, unregelmässigen, sich mehr oder weniger abrundenden Haufen zusammenkriechend. In diesem lassen sich die einzelnen Amoeben meist erst nach Anwendung von Druck deutlich unterscheiden. Sie scheinen selbst durch ihre peripherischen Hyaloplasmaschichten nicht in Verbindung zu treten. Sehr charakteristisch für solche Aggregatplasmodien gegenüber den Fusionsplasmodien ist der transitorische Charakter dieser Bildungen, der sich darin ausspricht, dass der Amoebenhaufe nach seiner Bildung sofort zur Fructification vorschreitet, also eine vegetative, in Locomotion und Nahrungsaufnahme sich documentirende Selbstständigkeit nicht aufweist.



(B. 452.) Fig. 6.
700fach. Stück eines von einem wasserbewohnenden Mycetozoum stammenden Pseudoplasmodiums. Die aus ein- bis mehrreihig geordneten Amoeben bestehenden Stränge stellen infolge von Anastomosenbildung ein Netz dar.

Eine Art Pseudoplasmodienbildung habe ich neuerdings auch bei einem anderen Mycetozoum gesehen, das von Prof. ENGLER an schwimmenden Korken in einem Seeaquarium zu Kiel beobachtet wurde[1]). Wie man aus beistehender Figur 5 ersieht, sind die Amoeben theils durch feine längere oder kürzere Fäden von Hyaloplasma mit einander verbunden. Die Anordnung der Amoeben ist derartig, dass meist verzweigte und Anastomosen bildende Stränge entstehen. (Ueber die systematische Stellung des Objects lässt sich kein Urtheil fällen, da mir die Fructifikation unbekannt blieb[2]). In den Plasmodien desselben scheint gewissermaassen eine Uebergangsform gegeben zu sein vom Aggregatplasmodium

[1]) Herr Prof. ENGLER hatte die Güte, mir ein schönes Plasmodium-Präparat desselben zur Verfügung zu stellen, das ich zu nebenstehender Abbildung benutzte.

[2]) Ein ähnliches Object hat übrigens CIENKOWSKI bereits beobachtet und in seiner Arbeit über das Plasmodium (PRINGSHEIM's Jahrbücher III) abgebildet.

zum Fusionsplasmodium, insofern, als das Hyaloplasma benachbarter Amoeben an einzelnen Punkten fusioniren und so feine Verbindungsfäden bilden kann.

2. Fusionsplasmodium.

A. Vorkommen.

Im Gegensatz zum Pseudoplasmodium erfreut sich das Fusionsplasmodium eines ziemlich weiten Verbreitungskreises. Es ist nämlich für fast alle Gattungen der höheren Mycetozoen bekannt geworden, namentlich durch FRIES', DE BARY'S und Anderer Beobachtungen; ja selbst im Bereich der niederen Mycetozoen tritt es auf, wie CIENKOWSKI an *Protomonas amyli* und *Enteromyxa paludosa*, HAECKEL für *Protomyxa aurantiaca*, KLEIN und der Verfasser für Vampyrellen und *Leptophrys vorax* constatiren konnten. Ob es in der letztgenannten Gruppe ausschliesslich oder neben dem Aggregat-Plasmodium vorhanden, müssen weitere Untersuchungen lehren.

B. Entstehungsmodus.

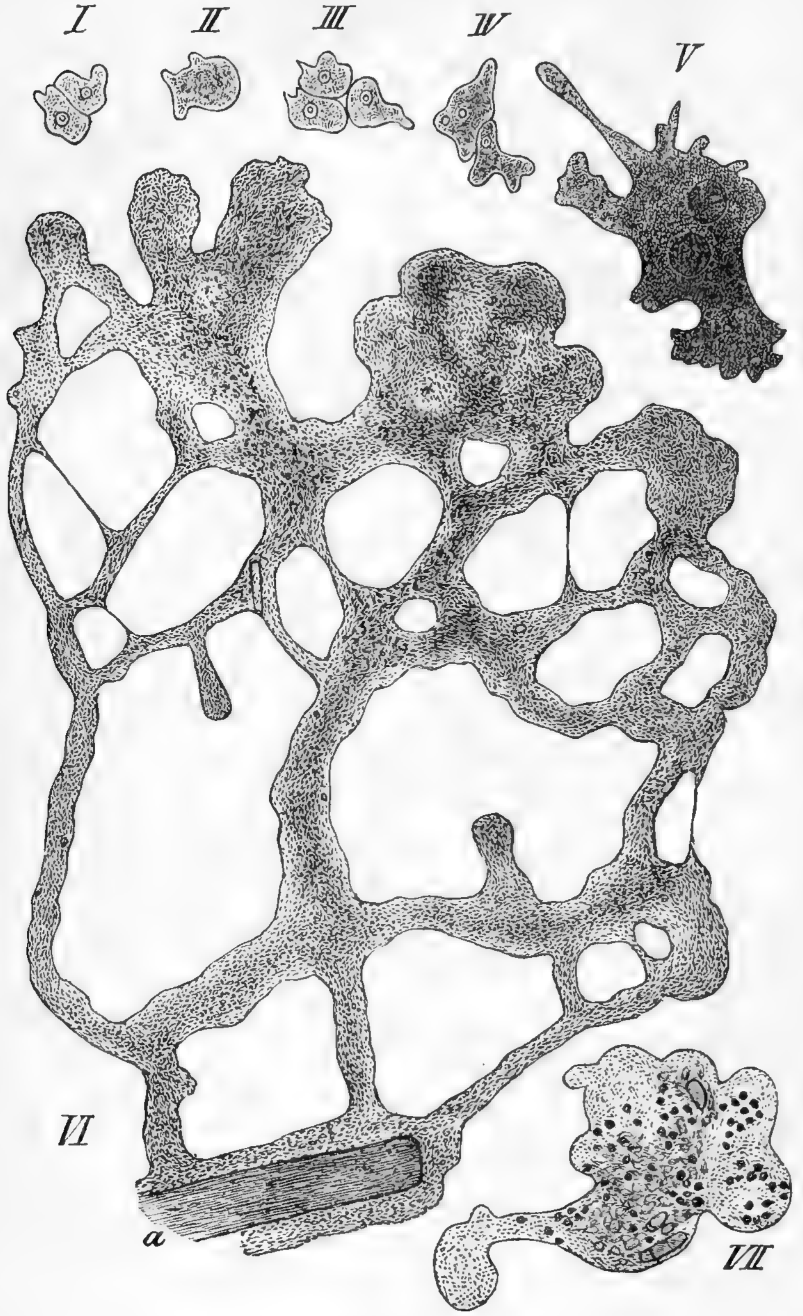
Die Art und Weise, wie die Fusionsplasmodien entstehen, ward zuerst durch die Untersuchungen CIENKOWSKI's genauer dargelegt und zwar sowohl für Eumycetozoen, als für eine Monadinee.

Was die ersteren betrifft, so ergaben die Beobachtungen an *Chondrioderma difforme* (PERS.) (= *Didymium Libertianum* DE BARY), *Physarum leucopus* (LINK) und *Perichaena corticalis* (BATSCH) (= *Licea pannorum* CIENK.) Folgendes:

Die nach reichlicher Aussaat reinen Sporenmaterials im Tropfen des Objectträgers ausgekeimten Schwärmer vermehren sich zunächst lebhaft durch Zweitheilung. Vom zweiten bis dritten Versuchstage an werden die Theilungen seltener und die Zoosporen gehen ins Amoebenstadium über. Die bisher im Wassertropfen zerstreuten Amoeben treten nun zu zwei, drei oder mehreren bis vielen in Gruppen zusammen (Fig. 7, I, III). Sie gleiten dicht an einander oder über einander her, oder bleiben längere Zeit bewegungslos in Berührung, entfernen sich nicht selten von einander, um bald abermals zusammenzutreten oder sich anderen Gruppen anzuschliessen. Nach langem erfolglosen Suchen gelingt es, zwei sich aneinanderlegende Amoeben (Fig. 7, I) in eine (Fig. 7, II) verschmelzen zu sehen. Im Laufe der Beobachtung stösst man vielfach auf Gruppen von 2 bis 3 Amoeben, die unter den Augen des Beobachters in einen Körper verschmelzen. Vor dem Zusammenfliessen konnte man an ihnen deutlich den Nucleus und die contractile Vacuole wahrnehmen, sobald aber die Vereinigung zu einem Körper erfolgt, war an dem letzteren der Nucleus nicht mehr deutlich, wohl aber waren Vacuolen zu sehen. Auf diese Weise entstehen nun grössere amoebenartige Körper, Myxamoeben (Fig. 7, V), welche sich durch grössere Dimensionen vor den Amoeben auszeichnen. Sie bewegen sich überdies wie Amoeben und wenn sie auf ihrer Wanderung mit letzteren oder mit anderen Verschmelzungsprodukten zusammenkommen, kleben sie an diese an und verschmelzen mit ihnen. In den Inhalt der Myxamoeben werden bald fremde Körper, wie Mycetozoen-Sporen, Stärkekörnchen, Pilzzellen, aufgenommen (Fig. 7, V) und in Vacuolen eingeschlossen. Ausserdem bemerkt man, dass in der Plasmamasse stellenweise schon das bekannte Fliessen der Körnchen sich einstellt.

Durch das Zusammenfliessen dieser Myxoamoeben, die sich selbst schon wie Plasmodien verhalten, entstehen schliesslich etwa am 4. bis 6. Tage ein oder mehrere grössere Plasmodien, welche nun nicht mehr den Habitus von Amoeben, sondern von baumartig verzweigten Körpern oder Netzen annehmen (Fig. 7, VI).

Aber auch für die Monadinen liess sich ächte Plasmodienbildung nachweisen. Bei *Protomonas amyli* wird die Fusion dadurch eingeleitet, dass zwei oder mehrere Schwärmsporen sich auf ein Stärkekorn niederlassen (Fig. 8, Ia). Sie gehen durch Verlust der Cilien in den Amoebenzustand über, und in diesem Zustande verschmelzen sie, auf der Oberfläche des Amylumkornes eine continuirliche Plasmaschicht bildend (Fig. 8, b, c), die Pseudopodien entwickeln kann.



(B. 453.) Fig. 7.

Plasmodienbildung von *Chondrioderma difforme* (PERS.) (= *Didymium Libertianum* DE BARY und *Physarum album* CIENKOWSKI) I—V 350fach, nach CIENKOWSKI. I Zwei Amoeben sich aneinander legend. II Dieselben zu einem kleinen Plasmodium verschmolzen. III Gruppe von drei Amoeben. IV Zwei derselben bereits zu einem kleinen Plasmodium verschmolzen. V Ein wenig grösseres Plasmodium durch Verschmelzung mehrerer Amoeben entstanden (Myxamöbe). Es hat bereits Ingesta (zwei Mycetozoosporen) aufgenommen. VI. 80faches Stück eines sehr grossen, entwickelten Plasmodiums, aus der Verschmelzung einer grossen Summe von Amoeben entstanden, mit vielfacher Zweig- und Anastomosenbildung, einem Holzspänchen a ansitzend. VII 250fach. Ein künstlich abgetrenntes Plasmodiumfragment mit Picrinschwefelsäure fixirt und nach dem Auswaschen mit Haematoxylinalaun gefärbt, wodurch die zahlreichen Kerne als dunkle Kügelchen hervortreten. Ausserdem gewahrt man in dem Plasma noch gröbere und feinere Ingestatheile.

Bei *Bursulla crystallina* SOR., Vampyrellen endlich und bei *Leptophrys vorax* (CIENK.) erfolgt nach SOROKIN's, KLEIN's und meinen eigenen Untersuchungen die Bildung ächter Plasmodien in der Weise, dass zunächst die aus Hyaloplasma bestehenden Pseudopodien zweier Amoeben sich berühren, verschmelzen und gewöhnlich eine Hyaloplasmabrücke bilden, bis endlich eine weitere Verschmelzung des Hyaloplasma's beider Amoeben vor sich geht. Das so entstandene Plasmodium kann in der Folge durch Fusion mit einer oder mehreren anderen Amoeben sich vergrössern. Mitunter treten auch gleich von vorn herein drei oder mehr Amoeben zusammen. Da die Amoeben der in Rede stehenden Monadinen, namentlich der *Leptophrys vorax*, relativ beträchtliche Dimensionen aufweisen, so lässt sich das erste Stadium der Verschmelzung der hyaloplasmatischen Theile leichter verfolgen, als

bei den höheren Mycetozoen, wo die Amoeben relativ geringe Dimensionen besitzen.

Uebrigens findet in der Familie der Vampyrelleen die Verschmelzung sowohl zwischen Amoeben, die aus verschiedenen Cysten, als auch solchen, die aus derselben Cyste stammen, statt; oft fusioniren letztere schon während des Austritts (Fig. 8, III—VI), wie KLEIN für *Vampyrella variabilis* KLEIN und andere Arten zeigte, oder unmittelbar nach demselben, wie ich bei *Leptophrys vorax* (CIENK.) beobachtete. In dem Nachweis der Plasmodienbildung bei den Monadinen, wie wir ihn soeben kennen lernten, liegt eines der wichtigsten Momente der Verwandtschaft gegeben zwischen dieser Gruppe und den Eumycetozoen. Es erübrigt noch auf den interessanten, bereits von DE BARY[1]) hervorgehobenen Umstand hinzuweisen, dass zwei oder mehrere entwickelte, selbst grosse Plasmodien, wenn sie auf ihren Wanderungen zufällig in Berührung kommen, verschmelzen können. Natürlich geschieht dies nur in dem Falle, wenn sie derselben Species zugehören. Plasmodien verschiedener Arten treten, nach CIENKOWSKI's und DE BARY's Experimenten, nie miteinander in Fusion. Das Gesagte bezieht sich sowohl auf höhere, wie auf niedere Mycetozoen.

Während bei den höheren Mycetozoen die Plasmodienbildung eine wesentliche Bedingung für das Zustandekommen der Fructification ist und daher unter normalen Verhältnissen nie ausbleibt, scheint sie bei den Mona-

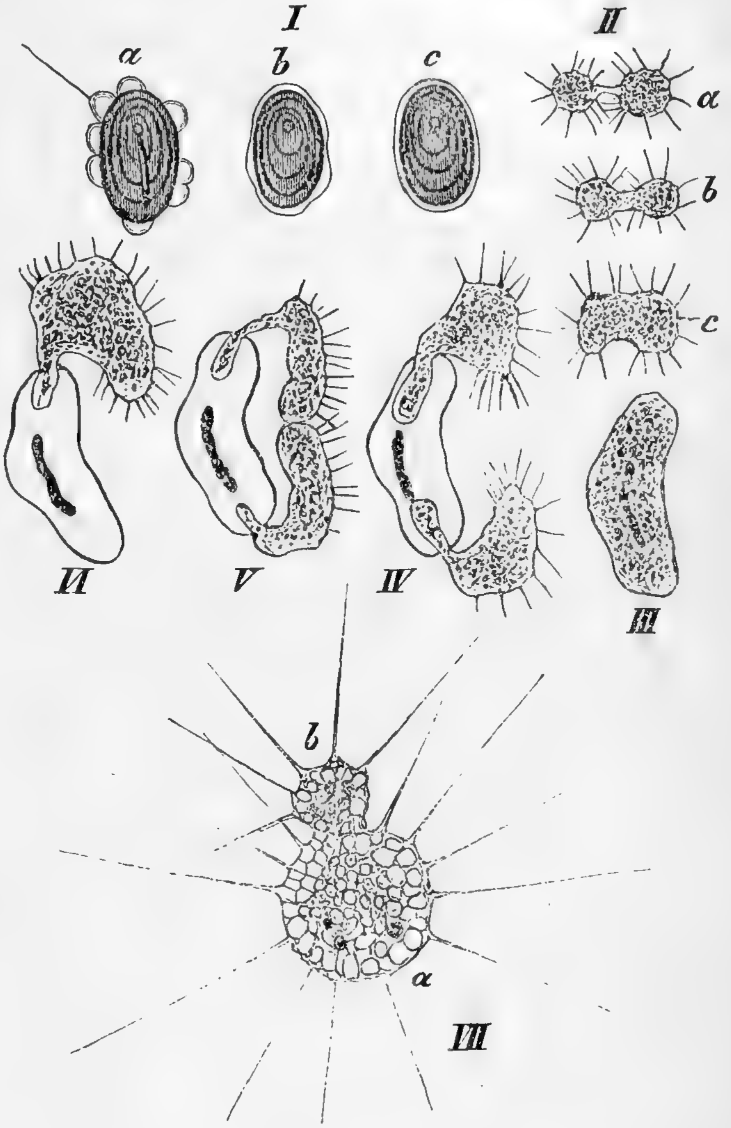


Fig. 8. (B. 454.)

Plasmodienbildung. I 350fach (nach CIENKOWSKI). Plasmodienbildung bei *Protomonas amyli* (CIENK.); a Amoeben des Mycetozoums (eine noch im Zoosporenzustande, wie die Geissel zeigt), welche sich auf einem Stärkekorn der Kartoffel niedergelassen haben. b weiterer Zustand, in welchem die Amoeben die Form flacher Menisken angenommen haben und in Verschmelzung begriffen sind. c noch weiter entwickelter Zustand: es ist durch jenen Prozess ein Plasmodium entstanden, das das Stärkekorn als Hülle umkleidet. II 350fach. Fusion der Amoeben von *Vampyrella variabilis* KLEIN, Entwickelung nach den Buchstaben, c fertiges Plasmod (nach KLEIN). III—VI 250fach. *Vampyrella variabilis.* III Zoocyste vor dem Ausschlüpfen der Amoeben (der dunkle Körper sind Nahrungsreste). IV Dieselbe Zoocyste mit den beiden eben ausschlüpfenden Amoeben. V Diese Amoeben haben sich mit den Enden an einander geschmiegt, um zu fusioniren. VI Die Verschmelzung zu einem Plasmod hat sich vollzogen (nach KLEIN). VII Zwei Amoeben a und b von *Actinophrys Sol.* (einer zu den Rhizopoden gehörigen Art) in Fusion begriffen (nach GRUBER).

[1]) l. c. p. 40.

dinen eine mehr zufällige Erscheinung zu sein, die nur dann und wann eintritt und für die Cystenbildung keine nothwendige Voraussetzung bildet. Einen Anhalt hierfür giebt die von mir für *Leptophrys vorax* constatirte Thatsache, dass die Amoeben, die ich aus der Cyste hatte austreten sehen und continuirlich bis zu ihrer Encystirung erfolgte, keine Verschmelzung mit anderen Amoeben eingingen. Eben so wenig traten die Amoeben, die ich durch Theilung einer grösseren hervorgehen sah, und die gleichfalls einer continuirlichen Beobachtung unterworfen wurden, mit anderen zusammen und doch bildeten sie schliesslich Zoocysten.

Ferner ist es mir nie gelungen, an Amoeben derselben Vampyrellen-Art (z. B. *V. pendula)*, die ich oft in demselben Tropfen zu mehreren bis vielen beisammen hatte, oder an Amoeben von *Diplophysalis stagnalis*, die in einem grossen Nitellenschlauche in solcher Unmenge vorkommen, dass sie sich auf ihren Wanderungen häufig berühren, auch nur einen einzigen Verschmelzungsprozess zu beobachten, und auch andere Beobachter, wie Cienkowski (l. c.), Hertwig und Brass (l. c.) äussern sich, bezüglich der Vampyrellen wenigstens, in demselben Sinne.

Uebrigens können sich durch reichliche Nahrungsaufnahme die Amoeben bedeutend vergrössern, wie schon Häckel vermuthete und durch Fütterung isolirter Amoeben von *Protomyxa aurantiaca* direkt nachwies. Es ist hiernach wahrscheinlich, dass z. B. Vampyrellen-Amoeben dieselbe Grösse erreichen können, wie Produkte eventueller Verschmelzung, und so ein Aequivalent des Plasmodiums bilden, das auch äusserlich demselben ganz ähnlich ist und nur durch die Kernzahl sich unterscheiden dürfte. Während also bei den höheren Mycetozoen die Fähigkeit zur Plasmodienbildung bereits überall zur Constanz gelangt ist, finden wir sie bei den Monadinen noch als inconstante Eigenschaft, ja für die einfachsten Formen glaube ich annehmen zu dürfen, dass sie überhaupt noch nicht zur Plasmodienbildung befähigt sind.

C. Struktur.

a) Wesentliche Theile.

Wir können an dem Fusionsplasmodium unterscheiden 1. die Grundsubstanz, 2. das Körnchenplasma, 3. Kerne.

Die Grundsubstanz, die wie wir sahen, durch Verschmelzung des Hyaloplasmas der Amoeben entsteht, bildet natürlich, wie dieses, eine vollkommen homogene Masse, welche zugleich die Hauptmasse des Plasmodienkörpers darstellt. In ihr finden sich in mehr oder minder grosser Anzahl Vacuolen von verschiedener Grösse, die in der Regel nicht den Charakter von contractilen Vacuolen tragen.

Das Körnchenplasma wird repräsentirt von der Gesammtsumme der Plasmakörnchen, die in den zur Fusion gelangenden Amoeben vorhanden waren Diese Körnchen schmelzen also bei der Plasmodienbildung nicht etwa zusammen, gröbere Körner oder Tropfen bildend, sondern sie lagern sich nur neben einander. In Folge von Assimilation der vom Plasmodium aufgenommenen Nahrung erfährt selbstverständlich ihre Zahl mehr oder minder erhebliche Vergrösserung.

Nach Reinke's Annahme besteht die Plasmamasse der Plasmodien *(Aethalium septicum)* aus 2 Substanzen, einer abpressbaren Flüssigkeit, dem Enchylema und einer festeren Substanz, der Gerüstsubstanz. Letztere stellt, wie Reinke annimmt, die oberflächliche Hautschicht des Plasmaleibes dar und durchsetzt den

letzteren nach allen Richtungen hin, wobei seine Balken netzartig anastomosiren. Dieses Gerüst ist überdies in allen seinen Theilen contractil und plastisch und in seinen Maschen mit Enchylema erfüllt, ähnlich wie die Maschen eines Badeschwamms mit Wasser.

Man hielt lange Zeit die echten Plasmodien für kernlos, weil man zwar nicht leugnete, dass ihre Componenten, die Amoeben, kernbegabt sind, aber doch annahm, dass bei der Fusion die Kerne derselben aufgelöst würden, bis SCHMITZ[1]) und STRASSBURGER[2]) für höhere Mycetozoen den Nachweis lieferten, dass sie zahlreiche Kerne besitzen, ein Factum, das man durch Anwendung der bekannten Färbungsmethoden leicht bestätigen kann (Fig. 7, VII). Die Kerne sind in der Regel ähnlich wie bei den Amoeben, umgeben von einem schmalen, kreisrunden Hyaloplasmahof, der dadurch zu Stande kommt, dass die Körnchen des Plasmas sich stets in einiger Entfernung vom Kern lagern. Manche Beobachter scheinen daher den hellen Hof mit zum Kern zu rechnen und den eigentlichen Kern als Kernkörperchen anzusehen. Dass beim Wachsthum der Plasmodien in Folge von Nahrungsaufnahme nachträglich die Zahl der Kerne in Folge von Zweitheilung eine Vermehrung erfährt, lässt sich mit ziemlicher Sicherheit annehmen.

Ich selbst habe auch für die Plasmodien niederer Mycetozoen den Kernnachweis führen können und zwar für *Leptophrys vorax*. Hier sind schon die Amoeben mehr- bis vielkernig, bei der Fusion muss also immer ein vielkerniges Produkt entstehen.

Die früher lebhaft discutirte Frage, ob die Fusionsplasmodien mit Membran begabt seien — oder nicht, ist durch CIENKOWSKI's Untersuchungen[3]) längst in letzterem Sinne erledigt.

b) Accessorische Inhaltsbestandtheile.

α. Kohlensaurer Kalk.

Im Plasma der Fusionsplasmodien gewisser höherer Mycetozoen kommen, wie bereits DE BARY[4]) anführt, körnerartige Einschlüsse von stark lichtbrechender Beschaffenheit vor, die aus kohlensaurem Kalk bestehen. Von ihrer Gegenwart kann man sich leicht überzeugen bei Physareen (z. B. *Aethalium septicum [Fuligo varians]*) und bei Didymiaceen (z. B. *Chondrioderma difforme*) etc. Frei von dergleichen Einschlüssen aber sind die Plasmodien der Trichiaceen, Arcyriaceen (*Arcyria, Lycogala*), Stemoniteen und Cribrarieen. Während der Wanderung kann der kohlensaure Kalk zum Theil ausgeschieden werden in Form von Körnern oder Krystallen, wie ich z. B. an manchen Didymien beobachtete.

Im Plasmodienkörper niederer Mycetozoen scheint kohlensaurer Kalk in krystallinischer Form nicht beobachtet zu sein.

Kalkoxalat, das, wie früher erwähnt, in Amoeben gewisser Monadinen vorhanden ist, ward bisher weder für Monadinen noch für Eumycetozoen in Plasmodien nachgewiesen.

β. Paramylum.

Die durch Verschmelzung von *Paramylum*-führenden Amoeben entstehenden Fusionsplasmodien von *Leptophrys vorax* (CIENK.) sind natürlich gleichfalls paramylumreich.

---

[1]) Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. Bonn 1879.

[2]) STRASSBURGER, Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl., pag. 79.

[3]) Das Plasmodium. PRINGSHEIM's Jahrbücher III, pag. 413.

[4]) Mycetozoen. pag. 53.

γ. Farbstoffe.

In den Plasmodien einer grossen Anzahl von höheren und niederen Mycetozoen kommen eigenthümliche Pigmente vor, wie es den Anschein hat, immer in gelöster Form, entweder in Form von feinen Tröpfchen oder (bei kalkführenden Individuen) als Ueberzug der Kalkkörner. (Näheres über Vorkommen und Natur dieser Pigmente im physiologischen Theile).

D. Form und Grösse.

Während die Fusionsplasmodien, wie bereits erwähnt, im Jugendzustande das Ansehen von grossen Amoeben (Myxamoebenphase) tragen (Fig. 7, V), nehmen sie im Alter meist die Form vielfach verzweigter, gewöhnlich strauchartig oder netzartig configurirter Körper an (Fig. 7, VI). Das ist wenigstens bei der Mehrzahl der höheren Mycetozoen der Fall, bei den Monadinen aber bleiben sie mit wenigen Ausnahmen (*Protomyxa aurantiaca*) auf der Formstufe der Myxamoebe stehen. Nach der Randregion zu, die bei der Bewegung dem Vorderende entspricht, werden die Verzweigungen des Plasmods gewöhnlich zahlreicher und kürzer, ihre Form breiter, flächenartig und die Anastomosenbildung reicher (so bei Didymien, *Aethalium (Fuligo varians)*, *Physarum*-Arten, *Leocarpus*, *Diachea* etc.). In dem Masse, als das Plasmod vorwärts kriecht, werden an den Bewegungskanten neue Plasmafortsätze getrieben und dafür weiter hinten liegende Aeste und Anastomosen eingezogen. Einen wesentlich anderen Habitus zeigen die Fusionsplasmodien von *Lycogala epidendrum*. Hier stellen sie nach DE BARY unregelmässig cylindrische, oft eingeschnürte und varicös angeschwollene, meist stumpf endigende Körper dar, die unverzweigt oder mit nur kurzen, oft zu engen Netzmaschen verbundenen Zweigen versehen sind.

Was die Dimensionen der Fusionsplasmodien betrifft, so sind diese nach Gruppen, Arten und Individuen sehr variabel. Diejenigen der niederen Mycetozoen erscheinen im Allgemeinen von mikroskopischer Kleinheit; doch besitzen *Leptophrys vorax* (CIFNK.), *Enteromyxa paludosa* CIENK. und *Protomyxa aurantiaca* HAECKL. schon mit blossem Auge wahrnehmbare Plasmodien, wenn dieselben auch immerhin nur als Punkte erscheinen. In der Gruppe der höheren Mycetozoen erlangen die Plasmodien grössere Dimensionen. Bei *Chondrioderma difforme* (PERS.), *Physarum virecens*, *Diachea elegans* und *Leocarpus vernicosus* bedecken sie das Substrat häufig auf mehrere Quadratcentim. oder werden selbst bis handbreit und darüber. Doch kommen unter weniger günstigen Verhältnissen bei eben diesen Arten auch sehr winzige, makroskopisch kaum wahrnehmbare Plasmodien vor. Die grössten Plasmodien sind wohl stets das Fusionsprodukt vieler kleineren.

E. Bewegungsfähigkeit.

Den Plasmodien wohnt die schon den alten Botanikern bekannte Fähigkeit inne, Ortsveränderungen auszuführen. Sie ist in der Contractilität des Hyaloplasmas begründet. Dieses allein bewegt sich activ, das Körnchenplasma wird nur passiv mitgeführt. Zwar scheint es mitunter, als ob das Körnchenplasma in entgegengesetzter Richtung fliesse, allein in Wirklichkeit ist diese Richtung inducirt von der Vorwärtsbewegung des Hyaloplasmas an einer entfernten Stelle des Körpers, die man in dem Augenblicke nicht beachtet, oder die nicht im Gesichtsfelde liegt.

(Ueber die Agentien, welche die Plasmodienbewegung beeinflussen oder bedingen, siehe den physiol. Theil.)

F. Theilungsfähigkeit und Theilbarkeit.

Dass Plasmodien fähig sind, sich zu theilen, kann man leicht für die Eumycetozoen durch direkte Beobachtungen feststellen, die an Didymien und *Chondrioderma difforme* gemacht werden. Doch tragen solche Theilungen mehr den Charakter von mechanischer Zerreissung, einzig und allein hervorgerufen durch den Umstand, dass zwei oder mehrere Zweigsysteme energisch nach verschiedenen Richtungen hin kriechen.

In besonders auffälliger Weise tritt diese Erscheinung auf, wenn die Plasmodien sich zur Fructification anschicken, wie man z. B. bei den Physaren, Didymien, Chondriodermen, *Leocarpus*, *Diachea*, Stemoniteen, Cribrarieen, Trichiaceen, Arcyrien, Perichaenen etc. leicht constatiren kann. Auch bei niederen Mycetozoen kommt sie vor, wie Klein[1]) für *Leptophrys vorax* (Cienk.) *(Vampyrella vorax)* zeigte.

Höchst bemerkenswerth erscheint ferner die Thatsache der künstlichen Theilbarkeit der Plasmodien, wie sie für die höheren Mycetozoen ja längst bekannt ist und von Haeckel auch für *Protomyxa aurantiaca* und *Myxastrum radians* in Anwendung gebracht wurde. Die Theilstücke bleiben vollkommen lebensfähig, auch wenn man die Fragmentation ziemlich weit treibt: jedes Theilstück verhält sich des Weiteren wie ein Plasmod, kriecht umher, nimmt Nahrung auf etc.

Hierin liegt, wie mir scheint, ein bestimmter Hinweis, dass das Plasmod morphologisch kein einheitlicher Körper, ein Individuum, eine Zelle ist, sondern vielmehr eine Colonie von Individuen, von Zellen.

G. Nahrungsaufnahme und Abscheidung.

Bei ihren Wanderungen nehmen die Fusionsplasmodien, wie die Zoosporen und Amoeben, feste Nahrungstheile in ihren Körper auf. Dieser Vorgang findet in der Weise statt, dass die hyaloplasmatische Grundsubstanz, in Form von Pseudopodien oder Lappen vorgetrieben, die betreffenden Körper umfliesst. Man sieht später die kleineren Ingesta meistens in Vacuolen eingeschlossen. Im Inneren von Pflanzenkörpern lebende Plasmodien *(Plasmodiophora Brassicae* Woron., holzbewohnende Arten der Eumycetozoen) durchbohren die Zellmembranen, um sich ihre Nahrung zu verschaffen.

Die unverdaulichen Reste der Ingesta kommen früher oder später zur Abscheidung. Man kann dies, wenigstens für höhere Mycetozoen, leicht constatiren, z. B. für *Chondrioderma difforme* (Pers.). Hier hinterlassen die Plasmodienstränge auf dem Substrate zu beiden Seiten des Weges gewöhnlich einen schmutzig braunen Saum, der, aus Resten von Pilzsporen und sonstigen Pflanzentheilchen nebst Kalk bestehend, die Contouren des Plasmodiums in seiner ganzen Ausdehnung ganz exact fixirt.

Dagegen werden z. B. bei *Leptophrys vorax* (Cienk.) und bei Vampyrellen die Ingesta im Plasmakörper zurückgehalten, und selbst nicht zur Zeit der Fructification ausgestossen.

H. Dauer des Zustandes.

Im Gegensatz zu den Aggregatplasmodien, die unmittelbar nach oder selbst noch vor ihrer definitiven Ausbildung zur Fructification übergehen, also nur eine kurze Lebensdauer besitzen, können die Fusionsplasmodien längere Zeit eine

---

[1]) *Vampyrella*, ihre Entwicklung und systematische Stellung., pag. 10.

selbständige Existenz führen, die sich, bei den grösseren Formen, auf mehrere bis viele Tage erstreckt, vorausgesetzt, dass die Atmosphäre hinreichend Feuchtigkeit besitzt und auch sonst die äusseren Bedingungen günstig gestaltet sind. Bei Trockenheit wird die Lebensdauer beträchtlich abgekürzt. Dergleichen Beobachtungen kann man z. B. an den Plasmodien von *Chondrioderma difforme* (PERS.) machen, die man in bedeckten Glasgefässen kultivirt.

I. Vorkommen von Plasmodien bei anderen Organismen.

Die wichtige Frage, ob auch anderen niederen Organismen die Fähigkeit der Plasmodienbildung zukommt, ist gegenwärtig als gelöst zu erachten und zwar im positiven Sinne, zunächst für typische Thiere und zwar für die Sonnenthiere (Heliozoen). A. GRUBER[1]) erbrachte nämlich den bestimmten Nachweis, dass Amoebenzustände von *Actinophrys sol.* unter gewissen Verhältnissen mit einander vollständige Verschmelzung eingehen und so den Fusionsplasmodien analoge Körper bilden können. Im Einzelnen charakterisirt sich dieser interessante, an die Vampyrellen erinnernde Vorgang dadurch, dass zunächst die Pseudopodien bei der Berührung verschmelzen, eine Plasmabrücke zwischen den beiden Individuen bildend, und dass bald darauf ein völliges Zusammenfliessen der Plasmakörper selbst erfolgt, wobei eigenthümlicher Weise auch die beiden Kerne sich vereinigen, einen einzigen Kern bildend. Zu dem Fusionsprodukt kann später noch eine 3. oder 4. Amoebe hinzutreten. (Nach GRUBER sollen bei *Actinophrys sol.* ausnahmsweise auch völlig kernlose Individuen vorkommen, die entweder mit kernbegabten verschmelzen oder unter sich fusioniren, sodass ein kernloses Plasmodium entsteht.)

Aber auch für andere Rhizopoden ist der Nachweis plasmodienartiger Zustände geliefert, so von Seiten HAECKEL's[2]), der für sein *Myxodictyon sociale* die Thatsache constatirte, dass die Amoebenzustände verschmelzen. Doch ist diese Verschmelzung nur eine partielle, insofern nur die Pseudopodien fusioniren, während die Körper getrennt bleiben. Eine solche Bildung würde also dem *Aggregatplasmodium* entsprechen. Hieran schliesst sich HERTWIG's[3]) *Mikrogromia socialis*, wo die Pseudopodien der Amoeben gleichfalls partiell verschmelzen, die Plasmakörper aber getrennt bleiben und dabei beschalt sind.

In der Bildung plasmodienartiger Entwickelungszustände liegt offenbar ein wichtiges, wenn auch bisher noch nicht genügend betontes Moment der Verwandtschaft zwischen Rhizopoden einer- und Mycetozoen andererseits.

Der Annahme, dass auch gewisse typische Pflanzen (es handelt sich hierbei um Chytridiaceen-artige Phycomyceten) Fusionsplasmodien bilden dürften, fehlen noch die genügenden thatsächlichen Unterlagen. Doch sprechen, wie mir scheint, die Beobachtungen FISCHER's[4]) an *Olpidiopsis Saprolegniae* eher für als gegen dieselbe.

II. Die fructificativen Zustände.

Sobald die vegetativen Zustände (Schwärmer, Amoeben, Plasmodien) hinreichende Grösse und Ausbildung erlangt haben, und ihre Existenz aus inneren

[1]) Untersuchungen über einige Protozoen. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 38, 1883, pag. 62: Ueber Verschmelzungsvorgänge bei *Actinophrys sol.* mit Tafel IV.

[2]) Studien über Moneren, pag. 38, Taf. II, Fig. 31—33.

[3]) Ueber *Mikrogromia socialis* (MAX SCHULTZE's Archiv. f. mikr. Anat. Bd. X, Supplement 1874. Vergl. Fig 1—3 auf Taf. I.)

[4]) Untersuchungen über die Parasiten der Saprolegnieen. PRINGSH. Jahrb. 1882, Bd. XII.

wie äusseren Gründen nicht mehr möglich erscheint, gehen sie in den fructificativen Zustand über. Derselbe tritt entweder auf in Form von Cystenbildung oder in Form von Conidienbildung oder endlich in Form von frei d. h. nicht innerhalb eines geschlossenen Behälters und nicht an der Spitze von Basidien gebildeten Fortpflanzungszellen.

I. Cystenbildung.

Der Uebergang aus dem vegetativen Zustand in die Cystenform charakterisirt sich überall dadurch, dass erstens die Bewegungsorgane (Cilien, Pseudopodien) eingezogen werden, zweitens der Plasmakörper sich allmählich abrundet, drittens der Plasmakörper an seiner Oberfläche eine Membran (Cystenmembran) abscheidet und viertens eine Differenzirung des Plasmas in Fortpflanzungszellen erfolgt. Die letzteren werden mithin auf endogenem Wege gebildet.

Dem Eintritt der Cystenbildung geht bei den höheren und bei vielen niederen Mycetozoen[1]) stets voraus eine Abscheidung sämmtlicher Ingesta. Jene endogen entstandenen Fortpflanzungszellen treten unter zwiefacher Gestalt auf, einmal als bewegliche (Schwärmer oder Amoeben) und andererseits als ruhende (Sporen).

Wir haben demnach zu unterscheiden zwischen Cysten mit beweglichen und Cysten mit ruhenden Fortpflanzungszellen. Da sowohl für jene, als für diese kurze Ausdrücke fehlen, so möchte ich für die erstere Form den Ausdruck »Zoocysten« für die letztere die Bezeichnung »Sporocysten« vorschlagen[2])

A. Zoocysten.

Diese Fructificationsform fehlt im Entwickelungsgange der grossen Gruppe der Eumycetozoen gänzlich. Dafür bildet sie im Entwickelungscyklus der Monadinen ein wichtiges Glied, das nur bei denjenigen Genera vermisst wird, welche den Uebergang von den Monadinen zu den Eumycetozoen vermitteln (*Plasmodiophora, Enteromyxa* und *Myxastrum*) oder sehr vereinfachte Organisation zeigen (*Mastigomyxa, Vampyrellidium*). Zwei wichtige Formen sind es, unter denen diese Fructification auftritt: die zoosporenbildenden Zoocysten (*Zoocystae zoosporiparae*) und die amoebenerzeugenden (*Zoocystae amoebiparae*). Jene

---

[1]) *Vampyrellidium vagans* Z., *Endyomena polymorpha* Z., *Enteromyxa paludosa* CIENK., *Gymnococcus perniciosus* Z., *G. Fockei* Z., *Protomyxa aurantiaca* HAECK., *Myxastrum radians* HAECK.

[2]) Den von CIENKOWSKI eingeführten, seiner Zeit ganz passenden Namen: Zellzustand für die Zoocystenform kann man selbstverständlich heutzutage nicht mehr in Anwendung bringen, denn auch die sporenbildenden Cysten z. B. sind Zellzustände. Aber auch die Nichtanwendung des DE BARY'schen Ausdrucks »Sporangium« bedarf der Rechtfertigung: Einmal bin ich der Ansicht, dass die Mycetozoen den niederen Thieren verwandtschaftlich näher stehen als den Pflanzen, und da für jene sowie für die Monadinen der Ausdruck Cyste bisher allgemein angewandt wurde, so glaubte ich berechtigt zu sein, diese alte Bezeichnung beibehalten zu dürfen. Aber von diesem Prioritätsgrunde abgesehen, muss man andererseits bedenken, dass der Anwendung des Ausdrucks »Sporangium« in sofern Bedenken entgegen stehen, als die Cysten der Mycetozoen einen ganz anderen Entwickelungsgang durchmachen, als die Sporangien der Pilze. Um mich aber in der Form wenigstens, den bisher in der Botanik üblichen Ausdrücken möglichst anzuschliessen, habe ich obige Ausdrücke (Zoocyste und Sporocyste) den Bezeichnungen Zoosporangium und Sporangium möglichst conform zu machen gesucht, sodass sie wohl selbst ohne Erklärung sofort verständlich sein dürften. Uebrigens hat DE BARY in der ersten Auflage der Mycetozoen den Ausdruck Sporencyste schon in Anwendung gebracht.

bilden ein Characteristicum der *Monadinae zoosporeae*, diese ein wesentliches Merkmal der meisten *Monadinae azoosporeae.*

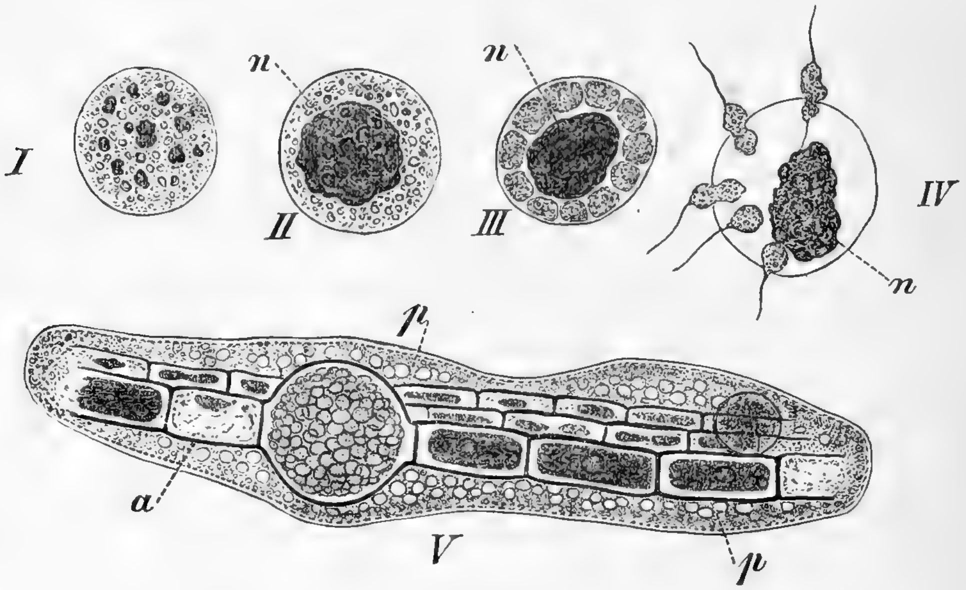
1. Zoosporen bildende Zoocysten *(Zoocystae zoosporiparae).*

Sie entstehen entweder aus Amoeben oder aus Plasmodien oder aber aus beiderlei Entwickelungsstadien. Der erste Fall kommt nach Cienkowski's und eigenen Untersuchungen vor bei *Diplophysalis-*, *Protomonas-*, *Pseudopora-* und *Gymnococcus*-Arten, der zweite und dritte ward von Cienkowski und Haeckel für *Protomonas amyli* und *Protomyxa aurantiaca* festgestellt. Aber auch direkt vom Schwärmer kann die Bildung zoosporenerzeugender Cysten ausgehen, wofür nach Cienkowski *Colpodella pugnax* ein bisher noch isolirt stehendes Beispiel liefert. Die aufgenommenen Nahrungstheile werden entweder innerhalb der Cyste erst noch gehörig verdaut, oder aber schon vor Beginn ihrer Bildung ausgestossen.

a) Struktur.

Man unterscheidet an der Zoocyste Membran und Inhalt.

Was zunächst die Membran betrifft, so entsteht sie durch Erstarrung von peripherischen Schichten des Hyaloplasmas. Sie erscheint meistens zart und



(B. 455.) Fig. 9.

I — IV *Pseudospora parasitica.* Entwickelung des Zoocysteninhalts zu Schwärmern. 900 fach. I Junge Cyste. Die Reste von verdautem Chlorophyll in gelbbraunen noch isolirten Körnern in dem Plasma verstreut. II Nächster Zussand. Die Körner sind aus dem Plasma abgeschieden und zu einem Klumpen n zusammengeballt. III Zoocyste im optischen Durchschnitt. Der Wandbelag von Plasma hat sich in eine Anzahl Schwärmer zerklüftet. IV Einige Schwärmer sind im Ausschlüpfen begriffen, andere haben schon das Weite gesucht. V 400 fach. Amoebenbildende Zoocyste von *Leptophrys vorax* Cienk. Ihr Inhalt umschliesst Stücke halbverdauter Algen (a). Die grösseren rundlichen Körner (p) im plasmatischen Wandbelage sind Paramylumkörner.

farblos, selten bei *Protomyxa aurantiaca* bisweilen auch bei *Protomonas amyli* allseitig verdickt. Die letzterwähnte Art hat nicht selten gelbbräunliche Färbung ihrer Cysten aufzuweisen, die von Eisenoxydhydrat herzurühren scheint. Localisirte Verdickungen kommen, soweit bekannt, nicht vor.

Der Inhalt besteht aus der hyaloplasmatischen Grundmasse, der Plasmakörnchen eingestreut sind. Bei den Arten, welche, wie *Diplophysalis stagnalis* Z., *D. nitellarum* Cienk., *Pseudopora parasitica* und andere Pseudosporen, die In-

gesta mit in die Cyste aufnehmen, ist er durchsetzt mit verfärbtem Chlorophyll, Stärke u. dergl. Sobald aber die Fructification beginnt, werden diese Ingesten zusammengeballt und im Centrum oder seitlich abgelagert, letzteres in dem Falle, wenn das Plasma sich nach der einen Seite der Cyste zusammenzieht. Bei den *Pseudospora*-artigen Monadinen ist in dem Cystenplasma anfangs nur ein grösserer Kern vorhanden, später treten mehrere bis viele kleine Kerne auf, die wahrscheinlich durch Zweitheilung aus jenem hervorgehen. Um diese letzteren sammeln sich die Plasmatheilchen zur Bildung von Schwärmern an (Fig. 9, III). Die Anzahl der letzteren schwankt nach Gattungen, Arten und Individuen. Die Schwärmercysten von *Diplophysalis stagnalis* z. B. erzeugen je nach ihrer Grösse 3 bis 50 Schwärmer, die von *Gymnococcus Fockei* Z. nur einige wenige.

b) Gestalt — Grösse.

Im Allgemeinen herrschen reguläre Formen vor und zwar Kugel-, Ei- oder Ellipsoidform, vorausgesetzt, dass die Individuen sich frei entwickeln können und die Ingesta nicht zu unregelmässig oder zu zahlreich auftreten. Wo die Raumverhältnisse der Wirthszellen beschränkt sind, accommodiren sich die Cysten an dieselben. Das ist z. B. der Fall bei *Pseudospora infestans* Z., die in weitlumigen Oedogonien- und Spirogyrenzellen kugelige oder ellipsoidische, in englumigen dagegen oft ziemlich gestreckt cylindrische Schwärmercysten formirt, sodass man auf den ersten Blick glaubt, eine ganz andere Art vor sich zu haben. Das ist ferner der Fall bei *Pseudospora aculeata* Z., deren relativ grosse Cysten sich den Quer- und Seitenwänden der betreffenden Oedogoniumzelle häufig ganz dicht anschmiegen und so theilweise deren Form nachahmen. Durch besonders auffällige Variabilität der Form zeichnet sich *Protomonas amyli* aus, allerdings wohl nur unter besonderen Verhältnissen. Hier findet man, worauf schon Cienkowski hinweist, Kugel-, Ei-, Birn-, Flaschen-, Bisquit-, Schlauch-, Keulen- und andere z. Th. ganz unregelmässige Formen.

Selbstverständlich treten auch bezüglich der Dimensionen schwärmerbildender Cysten vielfache Schwankungen auf, nach den Arten sowohl, als nach den Individuen. Eine kleine Amoebe oder ein kleines Plasmod werden kleinere Cysten bilden, als eine grössere Amoebe und ein grösseres Plasmod. Allein das Volumen der Cyste hängt nicht bloss von dem Volumen der Plasmamasse ab, sondern namentlich auch von der Grösse und Menge der Ingesta.

Die grössten schwärmerbildenden Cysten möchten bei *Protomyxa aurantiaca* Haeck. zu finden sein, wo sie einen Durchmesser von 0,15 Millim. erreichen können und dann schon dem blossen Auge als feinste Pünktchen wahrnehmbar sind. Unter den übrigen Monadinen herrschen erheblich geringere Grössenverhältnisse.

c) Entleerungsmodus.

Der Austritt der Zoosporen erfolgt gewöhnlich nicht an besonders vorgebildeten Stellen, sondern jeder Schwärmer bohrt sich durch die Cystenhaut an beliebiger Stelle eine feine Oeffnung, durch die er sich, mit einer Cilie voran, durchzwängt (*Diplophysalis, Pseudospora, Gymnococcus*) (Fig. 9, IV.). Es entstehen daher gewöhnlich soviel Oeffnungen, als Schwärmer vorhanden sind. In erheblich anderer Weise werden nach Cienkowski die Zoosporen von *Colpodella* in Freiheit gesetzt. Die Cystenhaut vergallertet nämlich an einer Stelle, und hier drängen sich die Zoosporen zum Häufchen vereinigt heraus. Das Häufchen ist mit einer zarten Haut umgeben, in der die Schwärmer sich noch kurze Zeit umhertummeln. Bald

aber löst sie sich in Wasser auf, und nun zerstreuen sich die Schwärmer nach allen Richtungen.

2. Amoebenbildende Zoocysten *(Zoocystae amoebiparae).*

Sie gehen niemals direct aus dem Zoosporenzustande hervor, sondern entweder aus Amoeben *(Vampyrellidium)* oder aus Plasmodien *(Vampyrella, Leptophrys)* oder aus beiderlei Zuständen *(Vampyrella, Leptophrys).* Unter den zoosporenbildenden Monadinen wird diese Fruchtform vermisst; ebenso fehlt sie sämmtlichen höheren Mycetozoen.

a) Gestalt.

Manche freilebenden Monadinen weisen bezüglich der amoebiparen Cysten kugelige oder ellipsoïdische Formen auf *(Haplococcus reticulatus* Z., *Vampyrella Spirogyrae* CIENK.) (Fig. 10, I—IV); manche besitzen gestielte Cysten *(Vampyrella pendula* CIENK. (Fig. 10, V), *V. pedata* KLEIN, *Bursulla crystallina* SOR.); gestreckte, oft regelmässig cylindrische Form findet sich bei *Endyomena polymorpha* Z. (Fig. 10, IX—XIII). Mit einigen Ausnahmen *(Haplococcus, Vampyrella pendula* CIENK., *Copromyxa protea* FAYOD), herrscht innerhalb derselben Species mehr oder minder grosse Variabilität in der Gestaltungsweise. Sehr wechselnde und z. Th. unregelmässige Formen zeigen *Leptophrys vorax* (CIENK.), *Vampyrella variabilis* KLEIN (Fig. 10, VIII), *V. multiformis* Z., *Endyomena polymorpha* Z. (Fig. 10, XII XIII). Bei ersterer Art wird der Formenwechsel bedingt durch die verschiedene Grösse, Form und Anzahl der eingeschlossenen Ingesten.

b) Grösse.

Wahrhaft riesige, meist bereits mit unbewaffnetem Auge wahrnehmbare amoebenbildende Zoocysten findet man bei *Leptophrys vorax* (CIENK.) (Fig. 9, V). Ich sah Cysten, deren Länge $\frac{1}{4}$ Millim. und darüber betrug bei einer Dicke von 63 mikr. Nicht minder auffällig erscheinen die Cysten der in den Fäden blaugrüner Algen schmarotzenden *Endyomena polymorpha* ZOPF; sie zeigen oft ganz bedeutende Längsstreckung bei verhältnissmässig geringem Querdurchmesser (Fig. 10, XI). Von Seiten der übrigen zoosporenlosen Monadinen werden solche Dimensionen bei der in Rede stehenden Fruchtform nicht wieder erreicht. Manche Cysten, wie die von *Monadopsis vampyrelloïdes* KLEIN sind sogar von grosser Winzigkeit.

Im Allgemeinen schwankt die Grösse der amoebenerzeugenden Cysten, wenigstens bei vielen Arten, innerhalb ziemlich weiter Grenzen, ein Factum, das natürlich auch hier wieder zusammenhängt mit den Grössenschwankungen der Amoeben- und Plasmodienform, welche theilweis in Abhängigkeit stehen von der Grösse und Menge der Ingesta.

c) Bau.

Bei Bildung der amoebiparen Cysten wird zunächst nur eine Haut angelegt (Fig. 10, I). Eine Anzahl von *Monadineae azoosporeae* beschränkt sich überhaupt auf diese einfache Hautbildung, wenigstens unter normalen Verhältnissen: so die meisten Vampyrellen[1]) *(V. variabilis, multiformis, pedata, Spirogyrae, Gomphonematis)* ferner *Haplococcus reticulatus, Leptophrys vorax* und *Endyomena polymorpha.* Dagegen giebt es einen Repräsentanten erstgenannter Gattung, *V. pendula,* der normaler Weise stets eine doppelte Hülle erhält, insofern das Plasma innerhalb der primären Membran sich nochmals contrahirt, um eine secundäre Haut

[1]) CIENKOWSKI, Beiträge zur Kenntniss der Monaden (MAX SCHULTZE's Archiv I, pag. 216).

abzuscheiden (Fig. 10, V). Die erstgebildete erscheint dann stets sehr dünn und zart (weshalb sie von CIENKOWSKI als »Schleier, *velum*« bezeichnet wurde) die andere dagegen dicker und derber.

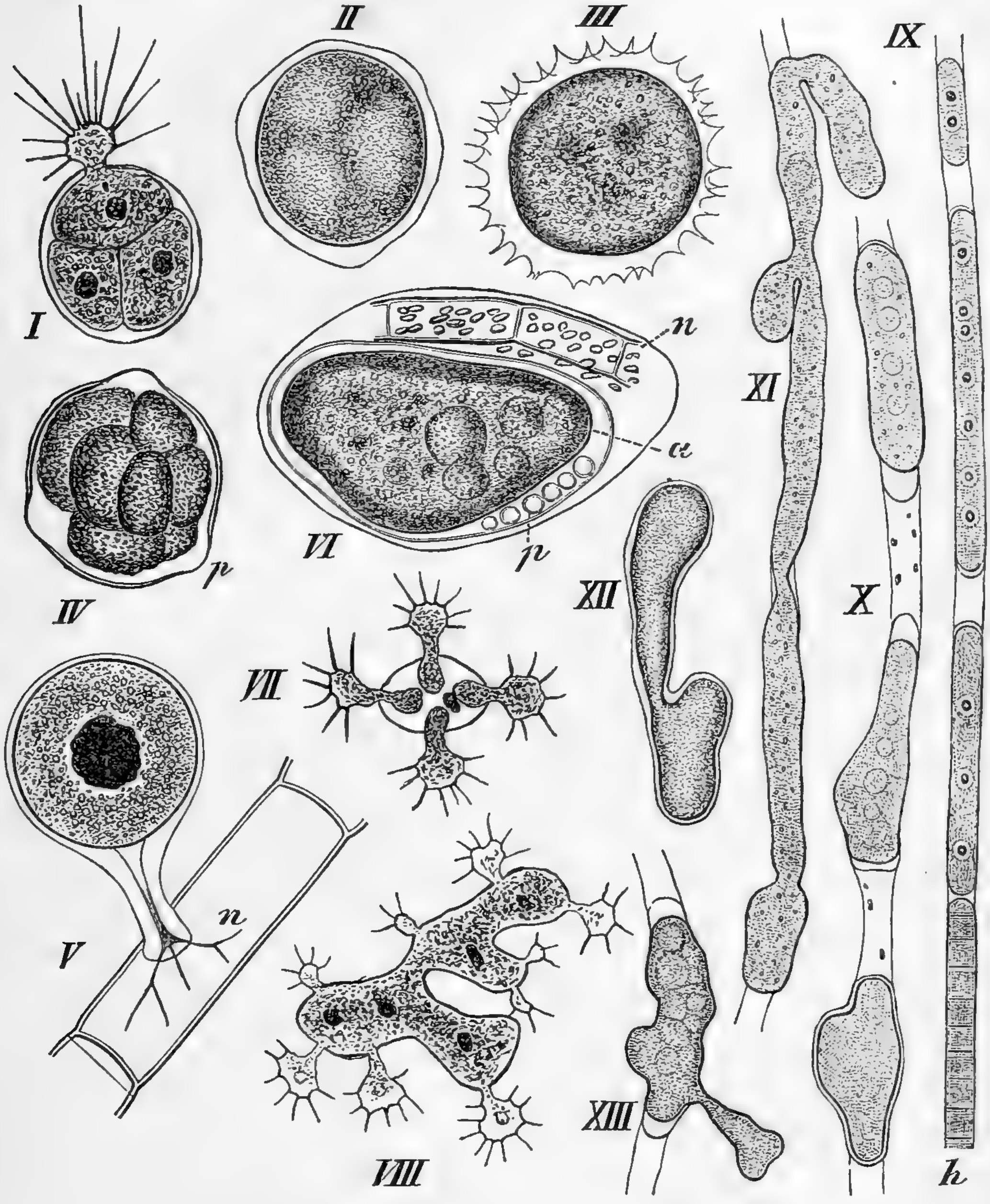


Fig. 10. (B. 456.)

Amoebipare Zoocysten. I—III 300fach. *Vampyrella Spirogyrae.* I mit einer Haut und 3 Amoeben, eine Amoebe im Austreten begriffen. II und III mit Doppelhaut, die bei III morgensternartig configurirt erscheint. IV von *Haplococcus reticulatus*, bei p papillenartige verdünnte Stellen der Wandung, für den Austritt der Amoeben. 900fach. V Gestielte amoebipare Zoocyste von *Vamp. pendula* mit doppelter Cystenhaut, auch die innere in einen Stiel verschmälert, von dessen Ende aus erstarrte Hyaloplasmastränge r ins Lumen der Oedogonienzelle gehen. VI 400fach. Amoebenbildende Cyste von *Leptophrys vorax*, welche mit 3 Häuten versehen ist; im Innern die Parasiten a, welche die mehrfache Hautbildung veranlasst haben; n abgeschiedene Nahrungsreste (Oedogonienzellen mit Stärke) p *Paramylum.* VII 350fach. Cyste von *Vamp. variabilis* mit 4 Amoeben, welche an 4 verschiedenen Punkten ausschlüpfen (nach KLEIN). VIII 350fach. Grosse unregelmässig gestaltete Cyste derselben Species, an 9 verschiedenen Punkten treten Amoeben aus (nach KLEIN). IX—XIII 540fach. *Endyomena polymorpha* Z. in den Fäden einer Spaltlage. IX Ein Faden der Alge, dessen Scheide im unteren Theile ein Hormogonium h zeigt, im oberen entleert ist und 3 cylindrische, der Wandung dicht angeschmiegte amoebipare Zoocysten des Parasiten enthält; die obere kleinere Cyste zeigt 2 die folgende grössere 7, die unterste 3 Kerne (mit Picrinschwefelsäure abgetödtet und mit Hämoloxylin gefärbt). X Eine Scheide mit 3 etwas andersgeformten und mit doppelter Membran versehenen lebenden Cysten. XII und XIII Cysten von auffälligerer Unregelmässigkeit und doppelter Wandung. (Die dunklen Körper in Fig. I V VII VIII sind Nahrungsballen).

Unter gewissen Verhältnissen, die wohl in der Ungunst des Substrats zu suchen sind, findet dieser Prozess der doppelten Hautbildung nach meinen Beobachtungen auch bei *Vampyrella Spirogyrae* und bei *Endyomena polymorpha* statt. Bei *V. Spirogyrae* zeigt sich die primäre Hülle als sehr dünne Haut von kugeliger oder unregelmässig-eckiger, selbst morgensternartiger Form (Fig. 10, I—III). Diese letztere erhielt sie offenbar dadurch, dass das peripherische Hyaloplasma der im Eingezogenwerden begriffenen Pseudopodien schnell erstarrte und so gewissermaassen einen genauen Abdruck der Pseudopodien lieferte.

Für die amoebiparen Cysten der *Leptophrys vorax* (Cienk.) habe ich sogar eine dreifache Hautbildung beobachtet (Fig. 10, VI). Hier ist sie sonderbarerweise Folge der parasitischen Einwirkung eines niederen Mycetozoums, das in Schwärmerform in die normal einhäutige Cyste eindringt und sich von deren Inhalt nährt.

Die Häute der *Zoocystae amoebiparae* bestehen bei den meisten Vampyrellen und *Leptophrys vorax* aus einem Stoffe, der eine ähnliche Reaction wie die Cellulose zeigt oder das Amyloïd, wogegen *V. Gomphonematis* und andere Arten sich in diesem Punkte anders verhalten; ihre Membranen sind wahrscheinlich eiweissartig.

Was den Inhalt der in Rede stehenden Cystenform anlangt, so besteht derselbe aus Plasma (Hyaloplasma, dem Körnchen beigemengt sind) und ein bis mehreren Zellkernen[1]). Ersteres schliesst häufig noch Ingesta ein, welche den Kern leicht verdecken. Vacuolenbildung scheint meistens zu fehlen. Bei den Vampyrellen lässt sich im Jugendstadium der Cyste nur ein Kern nachweisen, dagegen zeigt *Endyomena polymorpha* Z. mehrere (Fig. 10, IX), *Leptophrys vorax* Cienk. zahlreichere Kerne. Zur Zeit, wo sich der Inhalt der amoebiparen Zoocysten in Amoeben umzubilden beginnt, vermehrt sich bei den Vampyrellen die Zahl der Kerne durch Zweitheilung. Schliesslich sammelt sich das Plasma um diese Kerncentren an und so entstehen zwei bis mehrere zu Amoeben werdende Portionen[2]).

Von accessorischen Inhaltsbestandtheilen der amoebiparen Cysten sind zu erwähnen: Paramylum, das ich wie in den Amoeben und Plasmodien, so auch in den Cysten der *Leptophrys vorax* nachweisen konnte[3]), wo es in Form zahlreicher dicht gedrängter Körner von verschiedener Grösse auftritt; und ferner ein rothes in gelöster Form auftretendes Pigment, das den Vampyrellen eigenthümlich ist und von ins Rothbraune verfärbten Chlorophyllmassen herrührt.

d) Entleerungsmodus.

Die Membran der amoebiparen Cysten besitzt bei den meisten der hier in Betracht kommenden Species keine besonderen Austrittsstellen für die Amoeben. Letztere bahnen sich daher den Weg ins Freie in der Weise, dass sie ähnlich den Zoosporen, die Cystenhaut oder wenn zwei vorhanden sind, beide Cysten-

---

[1]) Haeckel und Klein leugnen mit Cienkowski die Gegenwart des Kerns, soweit es die Vampyrellen und *Leptophrys vorax* betrifft. In meiner Schrift: Zur Kenntniss der niederen Pilzthiere widerlege ich diese Auffassung.

[2]) In sehr kleinen amoebiparen Cysten z. B. von *Vampyrella* wird nur eine Amoebe um den ursprünglichen Kern gebildet, in grösseren bei manchen Arten bis 12. Die Vierzahl, die Cienkowski als Norm für die Vampyrellen annahm (die er darum auch *Monadineae tetrablastae* nannte) ist keineswegs Regel.

[3]) Siehe das über die Amoeben Gesagte.

häute durchbohren und nun ihren Plasmakörper durchzwängen. Die Zahl der Durchbruchspunkte entspricht in den meisten Fällen der betreffenden Amoebenzahl (Fig. 10, VII VIII). Nur an der amoebiparen Cyste des *Haplococcus reticulatus* Z. sind für den Amoebenaustritt besondere verdünnte Membranstellen (Tüpfel) vorhanden, in der Mehrzahl und in gewissen Abständen[1]) (Fig. 10, IV).

B. Sporocysten.

Diese Fruchtform wird nur bei wenigen Monadinen (*Vampyrellidium, Spirophora, Haplacoccus, Gymnococcus, Aphelidium, Mastigomyxa, Protomyxa* [hier vielleicht noch aufzufinden], *Plasmodiophora)* und unter den Eumycetozoen nur bei den Sorophoreen und Exosporeen (Guttulinen, Dictyosteliaceen und Ceratien) vermisst sonst ist sie die allgemein herrschende. Sie stellt im Allgemeinen blasenartige Körper mit Kugel-, Halbkugel-, Birn-, Cylinder-, Schlauch- oder Polsterform etc. dar, welche theils von mikroskopischer Kleinheit sind, theils bis mehrere Centim. im Durchmesser haben.

1. Bau der Sporocysten im Allgemeinen.

An den entwickeltsten Sporocysten lassen sich folgende Theile unterscheiden: die Hülle, das Capillitium, die Sporen, der Stiel sammt Columella und meist auch noch der Hypothallus.

A. Die Hülle.[2])

Sie ist entweder in Form einer blossen Membran vorhanden, oder in Gestalt einer Rinde entwickelt. Was die erstere betrifft, so findet sie sich in der Regel in der Einzahl vor (Fig. 11, II, 13, B). Nur selten wird sie bei höheren wie bei niederen Mycetozoen als Doppelhaut angetroffen: nämlich bei *Chondrioderma difforme* (PERS.) (Fig. 11, I), *Ch. globosum* (PERS.), *Physarum didermoïdes* (ACH.), *Diplophysalis stagnalis* Z. (Fig. 11, V), *D. nitellarum* (CIENK.), *Vampyrella pendula* CIENK. (Fig. 11, VI), *Leptophrys vorax* (CIENK.) (nach KLEIN), ausnahmsweise auch bei *V. Spirogyrae* CIENK. (Fig. 11, III).

Noch seltener ist die Bildung mehrfacher Häute. Ich habe sie bisher nur bei *V. Spirogyrae* (Fig. 11, IV) gesehen, wo sie unter besonderen Verhältnissen öfters aufzutreten scheint.

Die Doppelhaut-Bildung (Fig. 11, I V VII) kommt wie bei den amoebiparen Zoocysten dadurch zu Stande, dass das Plasma sich innerhalb der primären Haut nochmals contrahirt und eine secundäre Haut abscheidet. Die Vielhaut-Bildung (Fig. 11, IV) basirt auf Wiederholung dieses Processes.

Je nachdem die Contractionen des Plasmas stärker oder schwächer ausfallen, resultirt ein grösserer oder geringerer Abstand der successiven Häute. In der Regel erfolgen die Contractionen so allseitig, dass die Häute unter sich vollkommen frei bleiben, also in einander geschachtelt werden, wie wir das überall bei den genannten Monadinen sehen (Fig. 11, III IV VI). Einseitig Contraction zeigen ausnahmslos die oben genannten Eumycetozoen, und zwar beschränkt sich die Contraction auf die freie, d. h. dem Substrat abgewandte Seite (Fig. 11, I).

An den succedan entstandenen Häuten machen sich für gewöhnlich gewisse

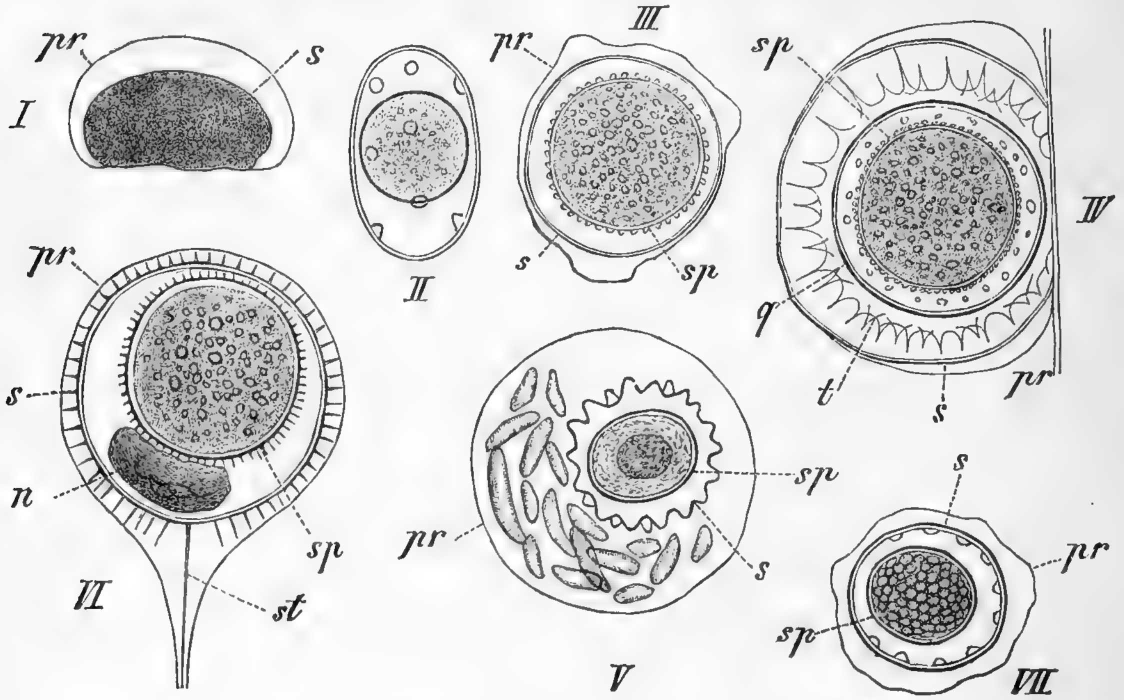
---

[1]) Bei *Vampyrella variabilis* soll nach KLEIN erst während des Austritts der Inhalt der amoebiparen Cysten sich theilen. Ich will dies nicht in Abrede stellen, doch erfolgte an den Exemplaren, die mir vorlagen, die Theilung immer schon vor dem Austritt.

[2]) Die Entstehungsweise und der feinere Bau der Hülle ist in dem Abschnitt »Entwicklungsweise der Sporenfrucht« geschildert.

Differenzen bemerkbar, die einerseits auf die Gestalt, andererseits auf Dicke und Consistenz Bezug haben.

Rücksichtlich der letzteren Momente ist festzuhalten, dass im Allgemeinen die



(B. 457.) Fig. 11.

Sporocystenformen mit mehrfacher Haut. I *Chondrioderma difforme* (PERS.). Vertikalschnitt durch die Sporocyste, schwach vergr. pr bedeutet hier und in den folgenden Figuren die primäre, s die secundäre, t die tertiäre, q die quartäre Haut, sp Spore. II *Protomonas amyli* (CIENK.). Sporocystenhaut einfach, mit warzenartigen Verdickungen, in der Mitte die kugelige Spore 400 fach. III Sporocyste von *Vampyrella Spirogyrae* CIENK. mit zweifacher Haut; äussere zart unregelmässig, innere derb, kugelig 540 fach. IV Sporocyste derselben Species mit vierfacher Haut, die primäre und tertiäre zarte, letztere morgensternartig configurirt, zweite und vierte derb; 540 fach. V *Diplophysalis stagnalis* Z., mit zweifacher Haut; secundäre morgensternförmige zwischen ihr und der primären Membran unverdaute Stärke von *Nitella* 400 fach. VI *Vampyrella pendula* CIENK. Die secundäre Haut mit stachelartigen Fortsätzen, sie sitzt auf einem langen Stiel st von erstarrtem Hyaloplasma; n Nahrungsreste 900 fach. VII Sporocyste von *Leptophrys vorax* (CIENK.) mit Doppelhaut; die innere derbe mit wärzchenartigen Vorsprüngen (nach KLEIN).

primäre Membran eine gewisse Zartheit behält (daher von CIENKOWSKI Schleier, *velum* genannt), die später entstandenen dagegen derbere Beschaffenheit annehmen. Doch können bei Vielhautbildung auch zarte und derbe Häute regelmässig wechseln, wie z. B. die in Fig. 11, IV abgebildete Sporocyste von *Vampyrella Spirogyrae* zeigt. Bei der zweihäutigen Sporocyste von *Diplophysalis* findet sich übrigens die primäre Haut mitunter als ziemlich stark verdickte Membran vor. Schöne Beispiele für den Fall, dass die succedanen Cystenhäute auch bezüglich ihrer Form differiren, bieten die *Diplophysalis*-Arten, namentlich *D. stagnalis* Z., wo die innere Haut im Gegensatz zur glatten äusseren morgensternartige Configuration annimmt (Fig. 11, V s). Aehnliche Verhältnisse bietet *Vampyrella pendula* CIENK. (Fig. 11, VI); hier ist die zarte primäre Haut pr birnförmig, sculpturlos und in einen dicken Stiel verlängert, die innere s dagegen kugelig, mit dünnem Stiel und sehr charakteristischer, nämlich sehr regelmässig stachelartiger Sculptur versehen. Die dritte Haut der in Fig. 11, IV dargestellten Sporocyste von *V. Spirogyrae* zeigt gleichfalls morgensternartige Configuration, was aber nicht unter allen Verhältnissen vorkommt.

Vor Bildung der secundären Haut erfolgt bei *Diplophysalis*-Arten die Abscheidung der Nahrungsreste, die also später zwischen primärer und secundärer

Wand abgelagert liegen (Fig. 11, V) und bei einiger Massigkeit durch den Druck, den sie ausüben, die Form der secundären Haut beeinflussen können.

Wo Verdickungen an der Sporocystenhaut auftreten, sind sie gewöhnlich allseitige (z. B. *Craterium vulgare* (Fig. 15, III), *Leocarpus fragilis)*, minder häufig localisirte, wie bei *Protomonas amyli* und *Leptophrys vorax*, wo sie in Zapfen- oder Warzenform auftreten (Fig. 11, II) und bei den Peritricheen (Fig. 19) (Cribrariaceen, Clathroptychiaceen). Die Repräsentanten der letztgenannten Familien besitzen sehr zarte Häute, die durch stellenweis auftretende Verdickungsleisten und an einzelnen Stellen erfolgende allseitige Verdickungen mechanische Verstärkung erfahren.[1]) Zu einer solchen Verstärkung kann bei anderen Arten auch Ein- resp. Auflagerung von Kalk dienen.[2]) Was die chemische Beschaffenheit der Sporocystenhaut betrifft, so besteht sie in manchen Fällen (Vampyrellen *Leptophrys)* aus einem Stoff, der sich mit Jod und Schwefelsäure blau färbt. Es ist nicht entschieden, ob diese Reaction Cellulose oder Amyloïd andeutet. In den meisten Fällen unterbleibt diese Reaction, die Membran wird durch Jod gelb tingirt und löst sich in Aetzkali nach voraufgegangener Quellung auf (z. B. *Myxastrum radians* nach Haeckel).

Eine complicirtere Form der Hüllenbildung tritt uns in der Rinde entgegen. Da sie zumeist bei den sogen. Fruchtkörpern zu besonderer Ausbildung gelangt, so möge sie bei Betrachtung dieser Berücksichtigung finden.

B. Stiel, Columella, Hypothallus.

Gewisse Mycetozoen sind durch Stielbildung an ihren Sporencysten ausgezeichnet. Unter den Monadinen kommt sie nur bei einigen Vampyrellen *(V. pendula* Cienk., *V. pedata* Klein) vor (Fig. 11, VI), bei den höheren Mycetozoen tritt sie ungleich häufiger auf und ist fast in jeder Familie zu finden. Stets vorhanden zeigt sie sich bei den Stemoniteen (Fig. 16, A), den Cribrariaceen, den Craterien (Fig. 15), manchen Trichien, Arcyrien (Fig. 12, I II) etc., inconstant ist sie bei *Leocarpus fragilis* (Dicks.), *Didymium farinaceum* Schrader (Fig. 13, A B), *Physarum leucophaeum* Fr. und Anderen. Der Stiel bildet meist die Fortsetzung der Wandung nach unten hin und stellt dann eine Hohlröhre dar, die im Inneren mit Luft, oder mit structurloser organischer, oft in Körnchenform vorhandener und nicht selten mit Farbstoffen tingirter Substanz ausgefüllt ist oder aber zellige Elemente zeigt, was namentlich bei Arcyrien und Trichien vorkommt (Fig. 12, I), ja selbst von Sporen ausgefüllt sein kann *(Trichia fallax* nach Strassburger). Die Membran des Stieles, die übrigens auch aus mehreren Hautlagen bestehen kann, erscheint in der Regel in mehr oder minder ausgeprägter Weise mit Längsfalten versehen, welche z. B. bei *Craterium leucophaeum* Arcyrien etc. (Fig. 12, I) besonders ausgeprägt sind. Mitunter verschmelzen mehrere gleichzeitig dicht neben einander angelegte Stiele streckenweis oder ihrer ganzen Ausdehnung nach, eine Erscheinung, die besonders auffällig ist bei *Hemiarcyria rubiformis,* wo durch solche Vereinigung förmliche Sporocystenbündel entstehen (Fig. 12, II).[3])

Die Sporocysten, mögen sie nun gestielt oder stiellos sein, sitzen gewöhnlich (einzeln oder zu mehreren) einer in Hautform, Krustenform, Polster- oder selbst Säulenform entwickelten Unterlage, »Hypothallus« genannt, auf. Als Haut tritt sie in schöner Entwicklung auf bei den Stemoniteen *(Stemonitis, Comatricha)*

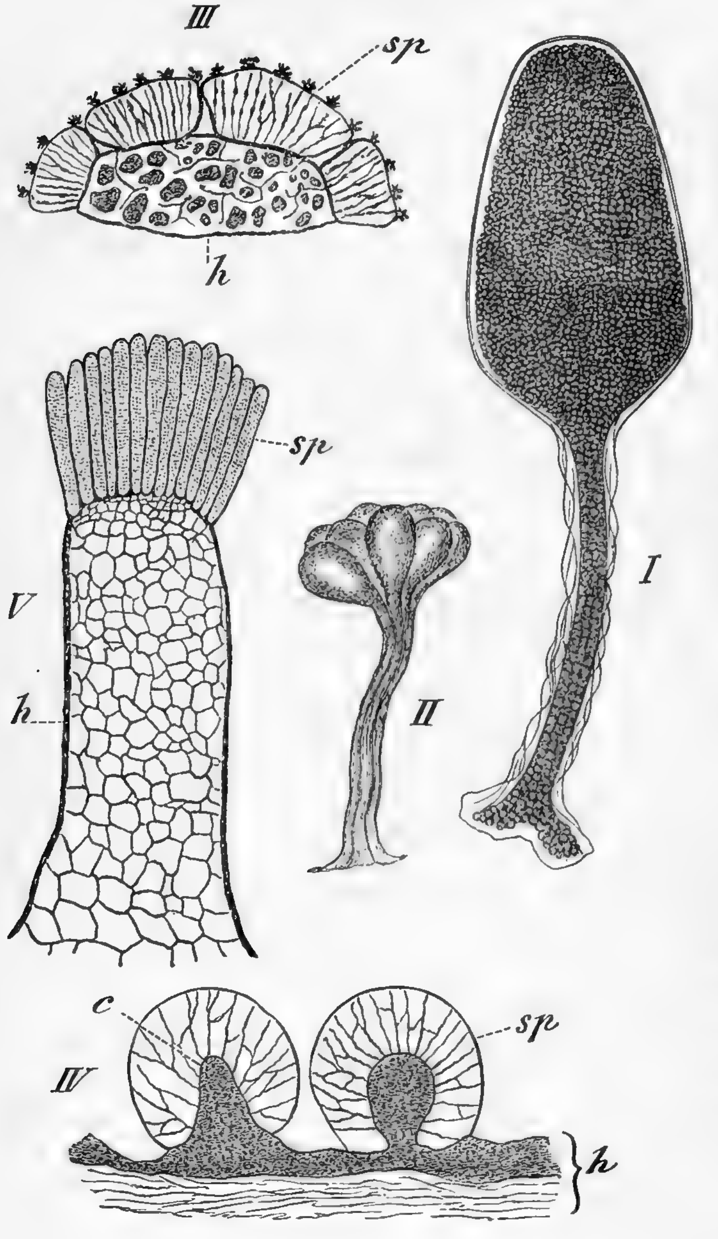
---

[1]) Siehe das über die peripherischen Capillitien Gesagte.

[2]) Vergl. den physiol. Theil und zwar den Abschnitt über Kalkaufnahme und Ablagerung.

[3]) Ueber Entwicklung des Stieles vergl. weiter unten: Entwicklungsweise der Sporenfrucht.

(Fig. 16, A), als Kruste bei *Chondrioderma spumarioïdes* (FR.) (Fig. 12, III h), als Polster bei *Didymium physarioïdes* (PERS.) (Fig. 12, IV h) und als Säule bei *Tubulina stipitata* (nach ROSTAF.) (Fig. 12, V h). Im Wesentlichen ist der Hypothallus ein Produkt erstarrten Hyaloplasmas. Bisweilen zeigt er faltige (Fig. 12, IV h), bisweilen zellige (Fig. 11, V) Struktur. Bei kalkhaltigen Arten dient er als Ablagerungsstätte für Kalk, sonst auch ab und zu für Farbstoffe.



(B. 458.) Fig. 12.

Stiel- und Hypothallus-Bildung. 1 Schwach verg. *Arcyria Friesii* B. u. BR. halbreife Sporocyste, die Stielhöhlung zeigt sich erfüllt mit zellartigen Elementen. 2 10fach vergr. *Hemiarcyria rubiformis* (PERS.) Stiele zusammengewachsen. 3 *Didymium physarioïdes* (PERS.) Verticalschnitt h Hypothallus mit Kalkablagerungen, oberwärtz sitzen 4 Sporocysten. 4 *Chondrioderma spumarioïdes* (FR.) Verticalschnitt-Fragment durch den Hypothallus h, der aus zwei Schichten besteht. Er trägt zwei Sporocysten; c die mit dem Hypothallus in Verbindung stehende *Columella*. 5 *Tubulina stipitata* ROST. mit stark säulenartig entwickeltem, gekammertem Hypothallus. sp Sporocysten, ein Aethalium bildend. (Fig. 1 nach DE BARY 3—5 nach ROSTAF. 2 nach d. Nat.)

Unter dem Namen der Columella versteht man Massen erstarrten Plasmas, welche in Gestalt von dicken Strängen resp. Hohlröhren oder von kegelförmigen, halbkugeligen etc. Hügeln, oder endlich in Form von gewölbten, über der Basis der Sporocystenhaut inserirten Membranen mehr oder minder weit in die Sporenfrucht hineinragen, etwa ähnlich wie die Columella der Kopfschimmel. Bei manchen mit Stiel versehenen Früchten bildet die Columella die direkte Fortsetzung desselben, und das ist z. B. bei den Stemoniteen-Gattungen *Stemonites, Comatricha* etc. der Fall (Fig. 16, B), ferner bei *Diachea leucopoda* (BULL.), *Didymium farinaceum* SCHRAD. (Fig. 13, B). Bei den stiellosen erscheint sie bisweilen als Fortsetzung des Hypothallus (*Chondrioderma spumarioïdes* [FR.], Fig. 12, IV). ROSTAFINSKI, der den Begriff der Columella ziemlich weit ausdehnt, begreift darunter auch den grossen Capillitiarknoten (s. Capillitium), der sich im Centrum der Frucht einiger Physareen (*Craterium vulgare*, Badhamienarten) vorfindet und weder mit der Wandung, noch mit dem Stiel in direktem Zusammenhange steht, auch die grossen, stark verbreiterten Capillitium-Stränge auf dem Grunde der Sporocysten von *Amaurochaete atra* (A. u. S.) werden von ihm als Columella-Form angesehen. Nur in seltenen Fällen verzweigt sich die Columella, wie es z. B. bei *Spumaria alba* (VAUCH.) geschieht (Fig. 18, A c).

Hier hängt dies damit zusammen, dass die Sporocysten aus denen sich der Fruchtkörper zusammensetzt, selbst verzweigt sind. In den Familien der Trichiaceen, Arcyriaceen, Perichaenaceen, Liceaceen sowie bei den Peritricheen fehlt die Columella-Bildung, wie es scheint, überall.

C. Capillitium.

Das Innere der Sporenfrüchte, wenigstens der höchstentwickelten, weist eigenthümliche, meist die Sporenmasse durchsetzende, fadenförmige Elemente auf, welche in gewisser Beziehung an das Haargeflecht (Capillitium) im Fruchtkörper der Bauchpilze (Gastromyceten) erinnern und daher mit demselben Namen belegt wurden. Sie sind bisher nur bei den höheren Mycetozoen beobachtet worden und zwar in der Gruppe der Endosporeen.

Was ihre morphologische Bedeutung anbelangt, so repräsentiren sie Plasmamassen (Hyaloplasma, Gerüstplasma), welche bei der Sporenbildung nicht zur Verwendung kommen und einem Erstarrungsprocess unterlagen.

Zwei Hauptformen sind es, unter denen die Capillitium-Fäden auftreten, nämlich Stereonemata und Coelonemata.

Jene stellen derbe, entweder vollkommen solide oder höchstens mit feinem axilen Kanal versehene Stränge von cylindrischer oder plattgedrückter Form dar;[1]) wogegen letztere als Röhren mit dünner Wandung und relativ weitem Lumen erscheinen.

Die Stereonemata-Form ist charakteristisch für die Gruppe der Peritricheen (Cribrariaceen und Clathroptychiaceen) sowie für eine Gruppe der Endotricheen, die ich als Stereonemeen bezeichne (*Calcareae* Rost. und *Amaurochaeteae* Rost.). Die Coelonemata-Form findet sich in der Gruppe der Coelonemeen (Trichiaceen, Arcyriaceen, Liceaceen, Perichaenaceen).

1. Die Stereonemata der Stereonemeen.

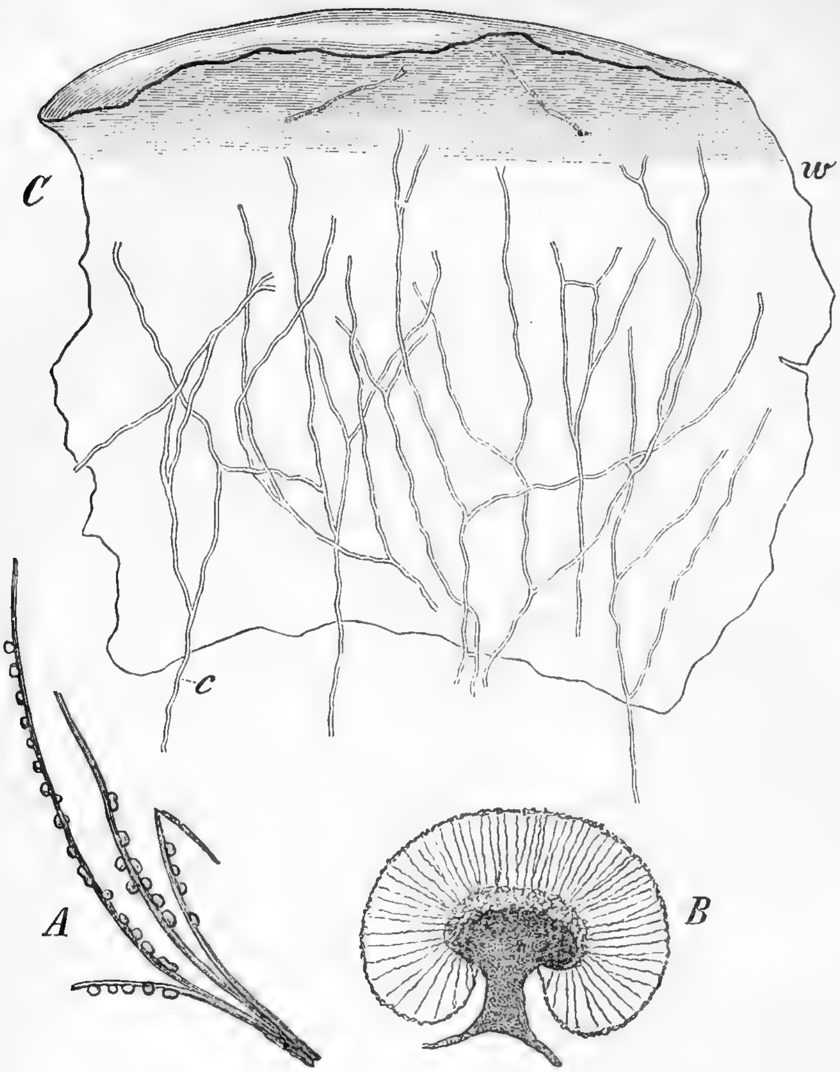
Bezüglich ihrer Anordnung lassen sich etwa 4 Typen unterscheiden.

1. Der Strahlentypus: Er ist der einfachste. Die *Capillitium*-Stränge sind so geordnet, dass sie radienartig ausstrahlen (Fig. 13, B), entweder von einem wirklichen Centralpunkte, der in diesem Falle gewöhnlich dem Stielende oder der *Columella* entspricht oder von einem gedachten Centrum aus. In letzterem Falle entspringen sie von den verschiedensten Punkten eines breiten Cystengrundes. Beispiele für den ersteren Fall liefert *Didymium Fuckelianum* Rost., *D. squamulosum* A. u. S., *Chondrioderma spumarioïdes* (Fr.). *Ch. pezizoïdes* Rost., *Enerthenema papillata* (Pers.) *Lamproderma arcyrioides* (Somm.), für den letzteren *D. physarioïdes* (Pers.), *D. farinaceum* Schrad., *Lepidoderma tigrinum* Schrad. u. L. *Carestianum* Rabenh.[2]) Die Stränge bleiben entweder einfach, oder sie bilden Verzweigungen, welche dann fast ausnahmslos unter spitzen Winkeln von den Hauptsträngen abgehen (Fig. 13, C). Bisweilen kommt es zur Bildung von Anastomosen, wodurch die radienartige Anordnung mitunter mehr oder weniger verwischt wird. Mit der oberen, resp. auch mit der unteren Wandung stehen die Strangenden

---

[1]) Sie sind also gewissermassen das Analogon der gleichfalls durch Erstarrung von Plasmasträngen zustande kommenden Sporenanhängsel im Sordarienschlauche (vergl. W. Zopf, Zur Kenntniss der anatomischen Anpassung der Schlauchfrüchte an die Function der Sporenentleerung).

[2]) Instructive Abbildungen bei Rostafinski, Monographie d. Mycet. Taf. 8. 9.

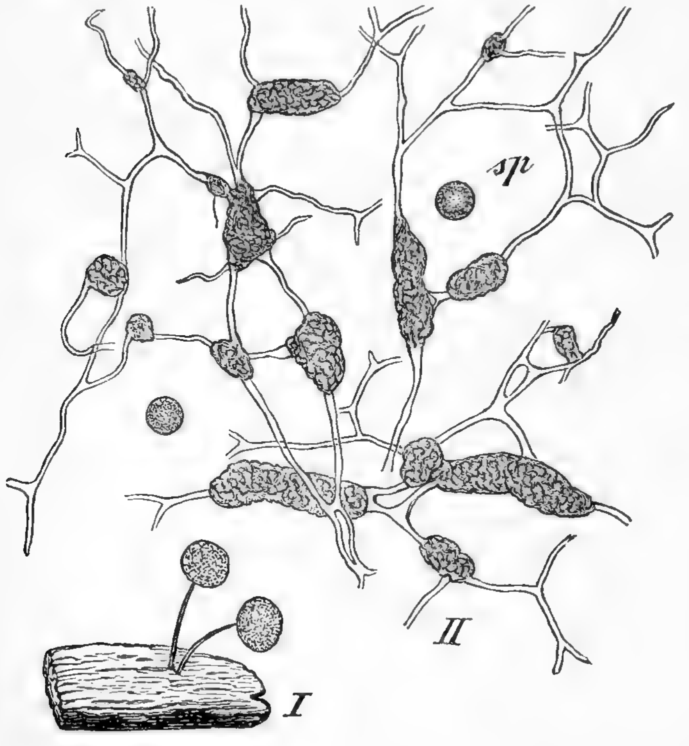


(B. 459.) Fig. 13.

Didymium farinaceum SCHRAD. A Sporocysten auf Grasblättchen in nat. Grösse, scheinbar stiellos. B Medianer Längsschnitt. Der Stiel verbreitert sich innerhalb der Frucht zur polsterförmigen im oberen helleren Theile kalkführenden Columella, von der aus die nach dem Strahlentypus geordneten Capillitiumstränge nach der Wandung zu gehen (32 fach vergr.). C Stück der Sporocystenhaut mit zahlreichen, spärlich verzweigten und anastomosirenden wellig gebogenen Capillitiumfasern.

im Verband (Fig. 13, B) und gehen öfters durch plötzliche Verbreiterung in die Cystenhaut über.

2. Der Netztypus. Er kommt auf dem Wege zu Stande, dass die Capillitiumstränge vielfache unregelmässige Verzweigungen eingehen, verbunden mit häufiger Anastomosenbildung, die zur Formation von Maschen führt. Wir treffen diesen Typus insbesondere bei allen Physareen-Gattungen an (*Physarum, Tilmadoche* (Fig. 14, II), *Craterium, Leocarpus, Fuligo, Badhamia, Aethaliopsis, Crateriachea*). Hier ist jenes Netzwerk in der Regel noch dadurch ausgezeichnet, dass die den Maschenknoten entsprechenden Stellen mehr oder weniger bedeutende schwimmhautartige Verbreiterung oder aber mehr oder minder starke bauchige Anschwellung (Fig. 14, II, 15, III) aufweisen. Grösse und Form der Platten, wie der knotenartigen Anschwellungen, wechselt innerhalb jeder Sporocyste (Fig. 14, II), aber auch nach Gattungen und Arten. Grösseste Unregelmässigkeit ist bei den meisten Species das Uebliche



(B. 460.) Fig. 14.

Tilmadoche mutabilis ROST. *a lutea* (BULL.) I 10 fach, Sporocysten, einem Holzfragmentchen aufsitzend. II Fragment des Capillitiums mit seinen Kalkknoten. sp. Spore.

(z. B. bei *Aethaliopsis stercoriformis, Fuligo varians, Craterium vulgare* (Fig. 15, III), *Physarum sinuosum* etc..) In die Platten und Knoten werden gewöhnlich Kalkmassen eingelagert (Kalkplatten, Kalkknoten). Mit der Wandung der Frucht stehen die peripherischen Capillitium-Enden überall in Verbindung. Nur selten kommt der Fall vor, dass im centralen Theile der Frucht ein sehr stark entwickelter Capillitiarknoten auftritt *(Craterium)* (Fig. 15, III).

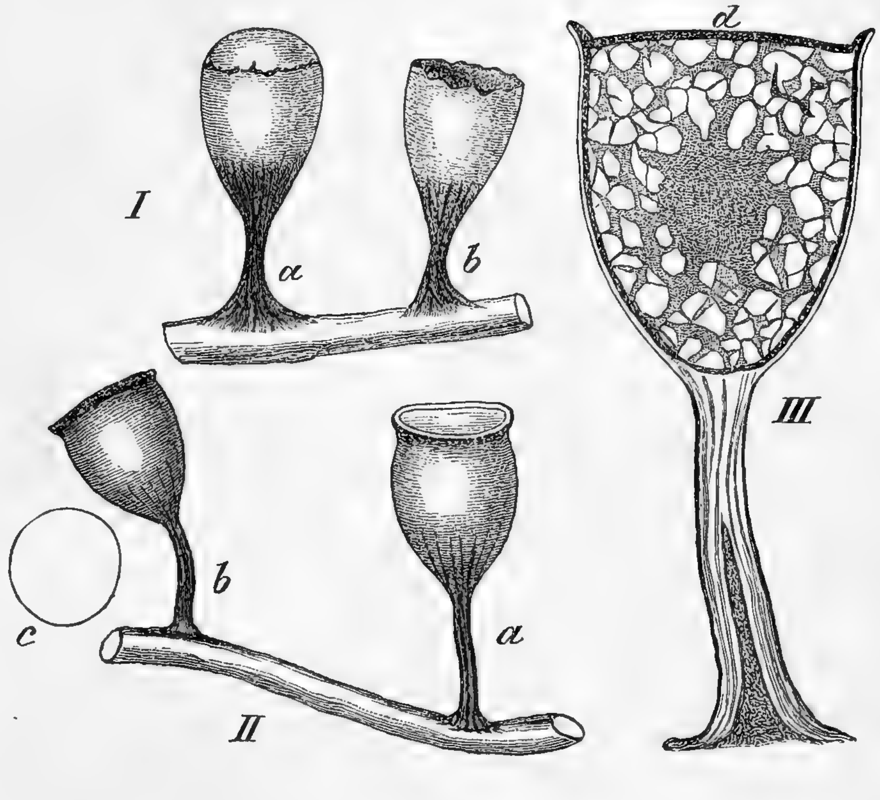


Fig. 15. (B. 461.)

Sporocysten von *Craterium* I (20fach). Zwei Früchte von *C. leucocephalum* (PERS.), a noch geschlossen, den convexen Deckel zeigend, b Deckel abgesprengt. II (20fach). *C. vulgare* DITM. Zwei Früchtchen a noch geschlossen durch den flachen Deckel, b der Deckel ist abgesprengt und liegt daneben (c). III (64fach). Axiler Längsschnitt der Frucht von *C. vulgare*. Das nach dem Netztypus gebaute Capillitium mit seinen Kalkknoten, im Centrum eine riesige unregelmässige Kalkblase zeigend; d Deckel.

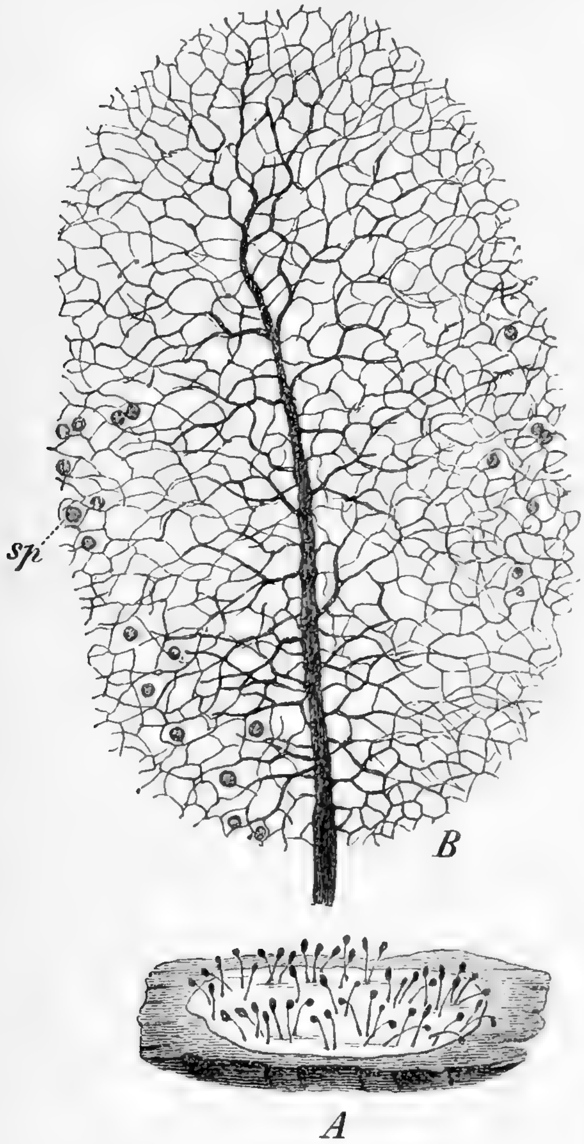
3. Der Baumtypus. Er entsteht, wenn von einer stark in die Länge entwickelten, die Frucht meist in ihrer ganzen Länge durchziehenden Columella nach allen Seiten hin in monopodialer Anordnung zahlreiche Capillitium-Stränge gleichsam als Zweige entspringen. Ihre Richtung steht im Allgemeinen senkrecht auf der Sporocystenwand. Meistens verästeln sich die Zweige vielfach und stehen durch ihre Enden mit der Wandung in Verband. Durch Anastomosen werden die Aestchen, namentlich gegen die Peripherie hin, vielfach verbunden, so dass eine Art von Netzwerk entsteht. Am schönsten ist der in Rede stehende, bei den Stemoniteen auftretende Typus ausgeprägt bei *Comatricha Friesiana* DE BARY (Fig. 16, B).

4. Der Strauchtypus (Fig. 17, A, B). Er tritt nur bei stiellosen Fruchtformen auf und findet sich bei *Amaurochaete atra*. Die Stränge, die hier oft schwimmhautartige Verbreiterung zeigen, verzweigen sich nach Art eines Strauches, die Aestchen können miteinander anastomosiren (Fig. 17, B, a).

An den in Rede stehenden Capillitium-Formen der Stereonemeen vermisst man im Allgemeinen eine besondere Sculptur. Ausnahmen bilden *Spumaria alba*, wo sich zierlich knotenförmige oder knopfförmige Verdickungen in bald längeren, bald kürzeren Abständen finden[1] (Fig. 18, B). Minder regelmässige Sculptur zeigen *Chondrioderma calcareum* und *Didymium dubium*, wo die Verdickungen nach ROSTAFINSKI in Form von unregelmässigen Zapfen oder Wärzchen auftreten, die entweder zu Gruppen geordnet oder ohne alle Ordnung

[1]) Diese Eigenthümlichkeit, die ich nirgends in der Literatur erwähnt finde, war in den von mir untersuchten Exemplaren in sehr ausgeprägter Form vorhanden.

zerstreut sind; ferner *Chondrioderma radiatum,* wo sie perlenartig und gleichfalls ordnungslos erscheinen.



(B. 462.) Fig. 16.
Comatricha Friesiana (DE BARY). A Holzspan mit zahlreichen, einem häutigen Hypothallus aufsitzenden Sporocysten. B oberes Stück eines Früchtchens mit seinem baumartigen Capillitium (schwach vergr.).

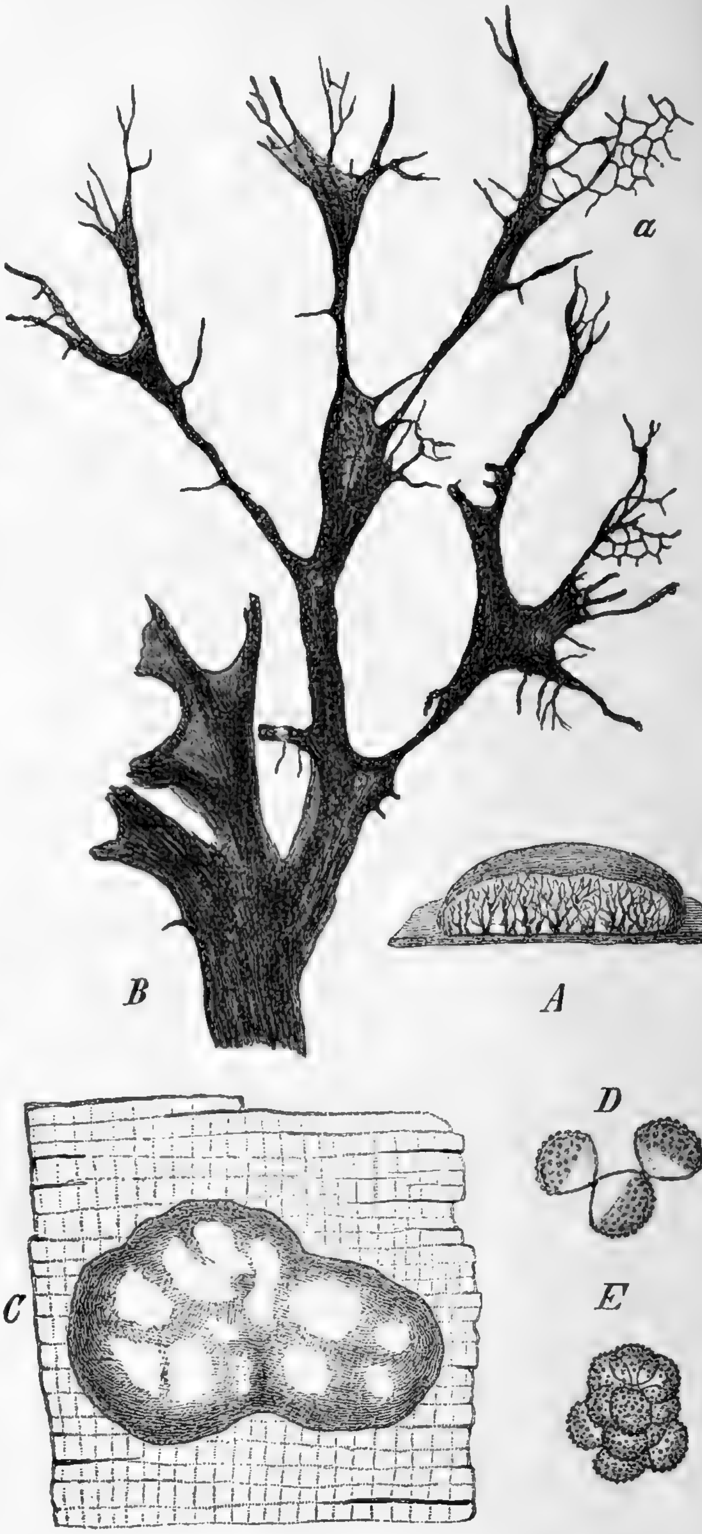


Fig. 17. (B. 463.)
Amaurochaete atra (A u. S.) A 2 fach. Fruchtkörper einem Holzspänchen aufsitzend, im Durchschnitt. Von der Basis der Wandung ausgehend die strauchartig verzweigten Capillitiensysteme. B 40 fach. Stück eines solchen Systems. Die Stränge sind an der Basis und an den Verzweigungsstellen plattenartig, z. Th. schwimmhautartig erweitert. Bei a Anastomosenbildung feinerer Aeste. C natürliche Grösse. *Reticularia Lycoperdon.* Reifer Fruchtkörper. D und E 700 fach. Sporengruppen. Die Sporen bilateral mit einseitiger Wärzchensculptur.

2. Die Stereonemata der Peritricheen.

Während die Stereonemata der Stereonemeen das Innere der Frucht durchsetzen, sind die Stereonemata der Peritricheen der Sporocystenhaut an- resp. eingelagert. Sie lassen sich daher auffassen als localisirte Verdickungen dieser Haut. Fast stets bilden sie ein zusammenhängendes System (peripherisches Capillitium) in Form eines Gitters oder Siebes. Je nachdem die Stereonemata nur in Leistenform zur Verwendung kommen oder neben der Leistenform auch noch die Plattenform auftritt, erhält das Gerüst eine

besondere Physiognomie. Variirt werden die Gerüstbilder ausserdem noch durch verschiedene Grösse und Form jener Elemente, sowie durch die Modi der Anordnung derselben, was Beides theilweis zur Fruchtform in Abhängigkeit steht.

Es lassen sich etwa folgende Typen der Anordnung unterscheiden: 1. der

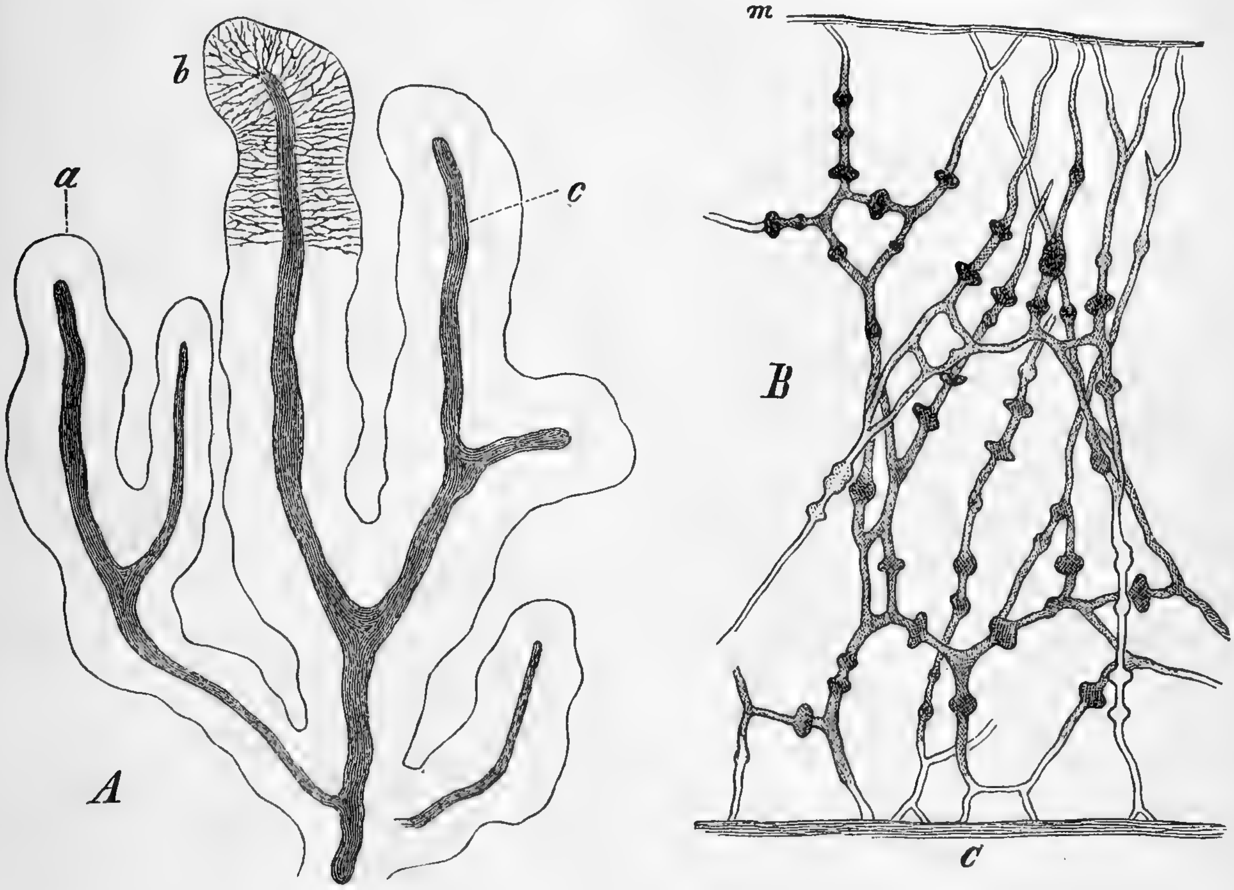
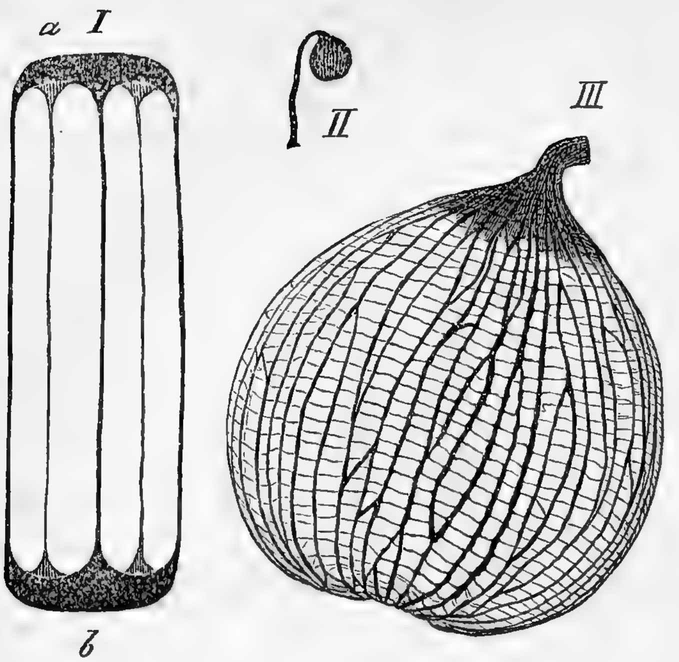


Fig. 18. (B. 464.)

Spumaria alba (BULL.) A 30fach, Fragment des Fruchtkörpers *(Aethaliums)* im Längsschnitt. Dasselbe ist strauchartig verzweigt, c die ebenfalls verzweigte *Columella*, a die Fruchtwand. Bei b ist ein Theil des *Capillitiums* ausgeführt. B 300fach. Fragmentchen des *Capillitium*-Systems. Seine Stränge laufen von der *Columella* c nach der Wandung m, sind verzweigt, mit Anastomosen versehen und durch knoten- oder knopfförmige Anschwellungen ausgezeichnet, bis auf die der Membran und der *Columella* ansitzenden Enden sind sie dunkel (braunviolett) tingirt.

Laternentypus (Fig. 19, I). Man findet ihn bei *Clathroptychium rugulosum* WALLR.). Hier haben die Sporocysten die Form von 4—8seitigen Prismen. Die Seitenflächen derselben bestehen aus einer sehr zarten Haut, die Endflächen dagegen (I, a, b), welche flache kappenartige Wölbung zeigen, sind verdickt, derb und mit eben so viel Zipfeln versehen, als Kanten da sind. Von jedem Zipfel der oberen Kappe aus geht nun ein nach der Kante, also vertikal verlaufender Capillitium-Strang nach dem entsprechenden Zipfel der basalen Kappe. Ist also z. B. ein Früchtchen 5seitig, so zeigt es 5, ist es 7seitig, 7 verticale, getrennte Capillitium-Stränge. Nur selten tritt ein Seitenzweig oder eine Anastomose auf, die Stränge sind also in der Regel ohne gegenseitige direkte Verbindung. Sie bilden mit der oberen und unteren Verdickungskappe ein Gerüst, das etwa dem Gerüst einer prismatischen Laterne vergleichbar ist (Fig. 19, I).

2. Der Leitertypus. Er kommt bei *Dictydium cernuum* vor. Hier sind an der birnförmigen Fruchthaut kräftigere und feinere Schmalleisten in der Weise gelagert, dass die ersteren in Richtung von Längenmeridianen, die letzteren in der Richtung von Breitenkreisen liegen und Quervorspannungen zwischen jenen darstellen (Fig. 19, III).



(B. 465.) Fig. 19.
I Halbschematisches Früchtchen von *Clathroptychium rugulosum* Wallr. a die obere, b die untere derbere kappenförmige Partie der Fruchthaut. Die senkrecht zwischen beiden Kappen verlaufenden 5 Linien stellen die in den Kanten der Frucht liegenden Stereonemata dar. II 15fach. Gestielte Frucht von *Dictydium cernuum* Pers. III 80fach. Das peripherische Gerüst von derselben Frucht. Die *Stereonemata* sind in Form von derberen Längs- und feineren Querleisten vorhanden in leiterartiger Combination. Einige Längsleisten zeigen Verzweigung.

3. Der Knotennetztypus. Er ist charakteristisch für manche Cribrarien (*Cr. pyriformis, vulgaris* etc.) und entsteht durch eine Combination von Platten und Leisten. Erstere, meist isodiametrisch, liegen im Ganzen in etwa gleichen Abständen und bilden Centren, von denen die Leistchen ausstrahlen (Fig. 20, I).

4. Der einfache Netztypus, wie er von *Cr. rufa* repräsentirt wird. Bei ihm kommen nur Leisten zur Verwendung und zwar in nur einer Form. Ihre Combination erfolgt in der Art, dass 4seitige oder polygonale Maschen von ungleicher Grösse und Form hervorgehen (Fig. 20, II III). Diese Typen halten sich zwar im Ganzen rein, doch combiniren sie sich auch gelegentlich, so z. B. bei *Didymium cernuum*, wo man mitunter neben dem Leitertypus auch noch den Knotennetztypus antrifft. Sodann ist zu erwähnen, dass bei dem Knotennetztypus die Form der Platten bei verschiedenen Früchtchen derselben Art oft erheblich variirt.

Eine besondere Sculptur wird bei den Stereonemata der Peritricheen stets vermisst.

3. Die Coelonemata.

Hinsichtlich der Gestaltungsweise und der Anordnung der Hohlröhren machen sich etwa drei Typen bemerkbar:

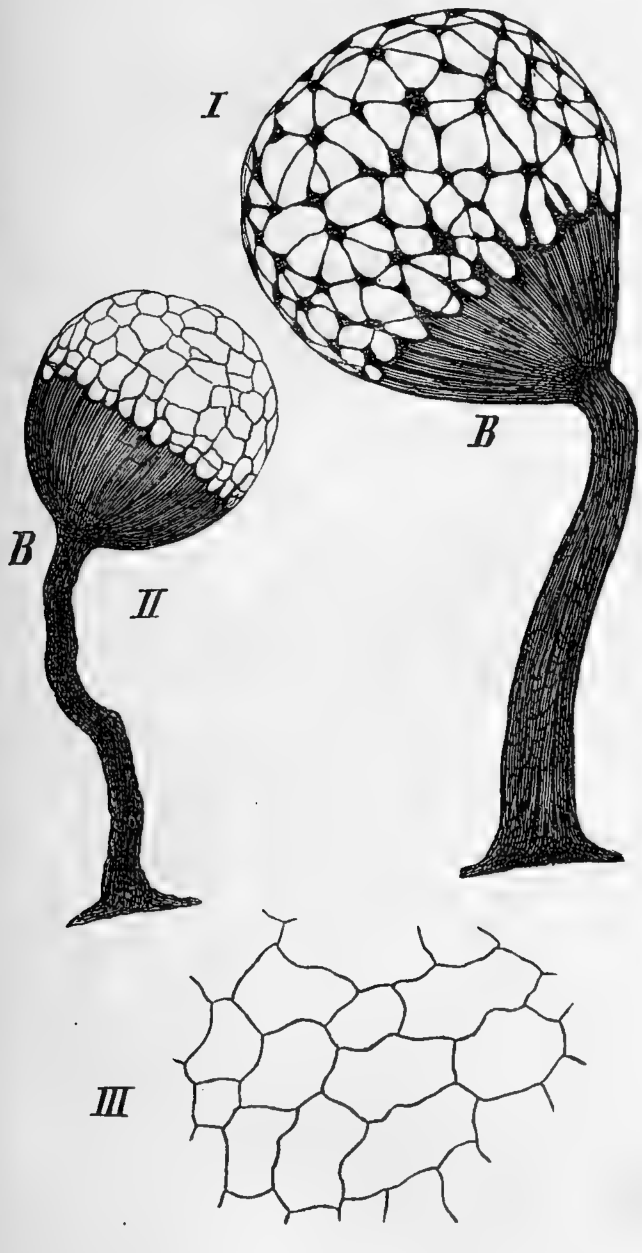
1. Der Elateren-Typus[1]). Seine Hohlröhren sind frei, d. h. nicht mit der Sporencystenwand in Verbindung stehend, fast ausnahmslos an beiden Enden zugespitzt und hier solid, einfach oder nur spärlich verzweigt und nur selten durch Anastomosen verbunden. Nimmt man hierzu noch die höchst eigenartige, in Form von Spiralfalten oder Spiralleisten auftretende Sculptur, so wird man eine gewisse äussere Aehnlichkeit dieser Gebilde mit den Schleuderzellen (Elateren) der Lebermoose nicht leugnen können, ganz abgesehen von der

---

[1]) Literatur: Hedwig, Observat. botanic. Fasc. I. Lipsiae 1802. — Schlechtendal, Ueber die Spiralfaserzellen bei Pilzen. Bot. Zeit. 1844. — Corda, Ueber Spiralfaserzellen im Geflecht der Trichien. Prag 1857. — Henfrey, Note on the Elaters of Trichia. Transact. of the Linn. soc. of Lond. Vol. 21. — Currey, On the spiral threads of the genus Trichia. Quart. Journ. of Microsc Science. 1854 u. 1857. — Wigand, Zur Morphologie u. Systematik der Gattungen Trichia und Arcyria (Pringsh. Jahrb. III.) — de Bary, Mycetozoen, pag. 25. — Rostafinski, Monographie. Taf. XII. — Strassburger, Entwickelungsgeschichte der Sporangien von Trichia fallax. Bot Zeit. 1884.

ähnlichen, später noch zu besprechenden physiologischen Bedeutung. Was die Verbreitung des Elaterentypus betrifft, so besitzen denselben nur die Trichiaceen (*Trichia* und *Hemiarcyria*).

Der Regel nach sind die Spiralen im BRAUN'schen Sinne rechts gewunden (d. h. sie gehen auf der dem Auge zugewandten Seite von rechts nach links).



(B. 466.) Fig. 20.

I 65 fach. *Cribraria pyriformis* SCHRAD. Sein peripherisches Capillitium besteht aus kleinen eckigen Platten und radial zu diesen stehenden Leistchen. B der basale verdickte Theil der Sporocystenhaut. II 32 fach *Cribraria rufa* ROTH. An dem Capillitium fehlt die Plattenbildung. B Verdickte Basalhaut. III 65 fach. Fragment des Capillitiums von einer Frucht derselben Art.

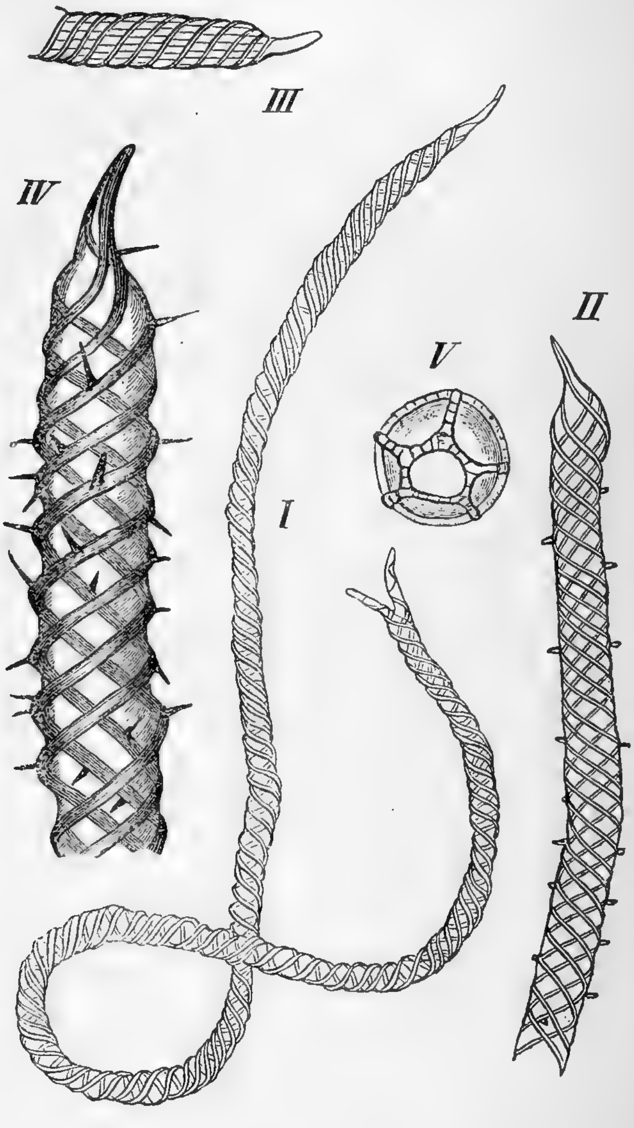
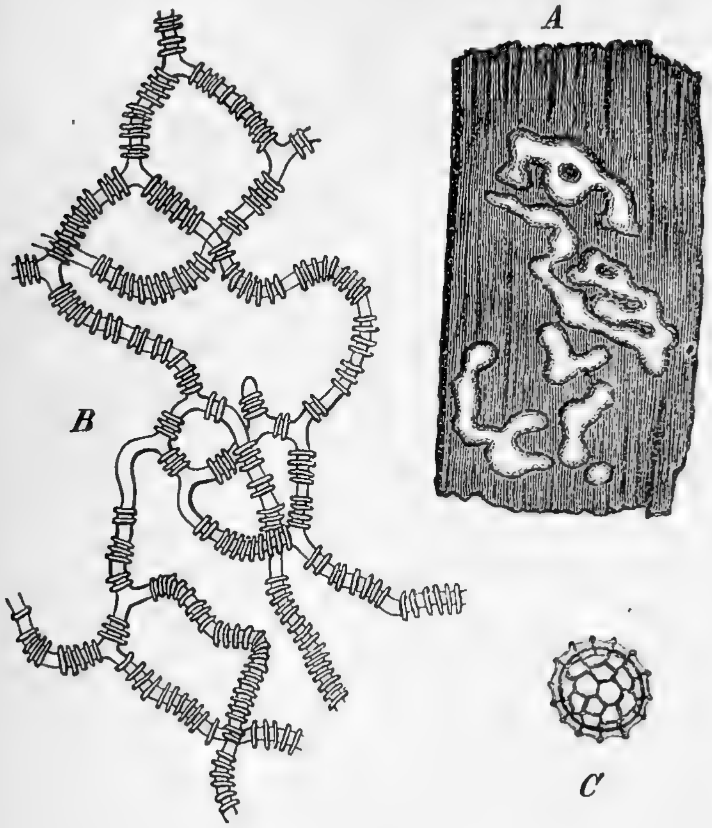


Fig. 21. (B. 467.)

Capillitiumröhren von Trichiaceen. I Röhre von *Trichia varia* mit 2 Spiralfalten. 390 fach (nach DE BARY), II Stück einer Röhre von *Trichia Jackii* ROST., mit 3—5 Spiralfalten. ca. 700 fach. III Endstück einer Röhre von *Tr. chrysosperma.* Zwischen den Spiralfalten noch feine Längsfalten oder Leisten. 600 fach, IV Stück einer Röhre von *Hemiarcyria rubiformis* PERS. mit 4 Spiralfalten, auf denen hie und da noch stachelförmige Fortsätze sitzen (nach ROSTAF., sehr stark vergrössert). V Spore von *Trichia Jackii* mit Netzleisten-Sculptur. 700 fach.

Je nach den Arten wechselt die Spiralenzahl zwischen 2 und 5. Zwei Spiralen besitzt z. B. *Trichia varia* PERS. (Fig. 21, I), 3—5 (*Tr. chrysosperma* BULL, *Tr. Jackii* ROST. (Fig. 21, II), *Tr. fallax* PERS., *Tr. fragilis* SOW., *Hemiarcyria clavata* (PERS.) etc. Die oft an derselben Röhre vorkommenden Schwankungen in der

Zahl erklären sich einerseits aus Gabelungsvorkommnissen und andererseits daraus, dass hin und wieder eine Leiste nur bis auf eine gewisse Strecke hin fortgeführt



(B. 468.) Fig. 22.

Cornuvia serpula WIGAND. A Lohefragmentchen mit Früchtchen und Plasmodiocarpien. 10fach vergr. B Fragment des Capillitium-Systems. Dasselbe ist netzartig, die Röhre überall gleichweit cylindrisch, mit zierlichen, meist in Gruppen stehenden Ringfalten versehen. C Spore mit ihrer netzfaltigen Oberfläche (die beiden letzten Fig. 750fach vergr.).

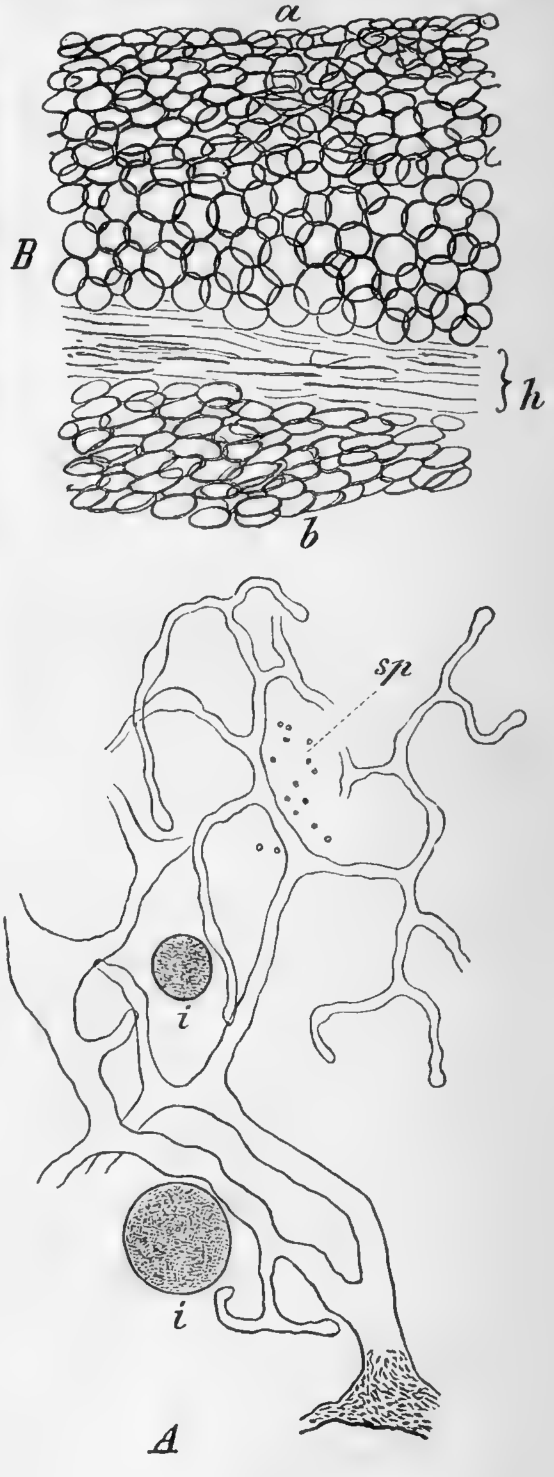


Fig. 23. (B. 469.)

Lycogala flavo-fuscum EHRENB. A Stück einer verzweigten Capillitium-Röhre, sp die Spore, i Excretführende Blasen (ca. 50fach). B Querschnitt durch ein Stückchen der Rinde. Man sieht, dass dieselbe aus vielen Schichten blasenartiger Gebilde zusammengesetzt ist. Nach der Aussenseite a der Frucht und nach der Innenseite b hin sind die blasigen Elemente in radialer Richtung mehr oder minder zusammengedrückt. Den mittleren Theil des Schnittes durchsetzt (bei h) eine Lage erstarrten Hyaloplasmas.

wird. Eine Complication in der Sculptur kann dadurch eintreten, dass zwischen den Spiralfalten oder Leisten feine brückenartige Fältchen oder Leistchen auftreten, welche gewöhnlich in Richtung der Längsachse der Röhren verlaufen und brückenartige Verbindungen zwischen je 2 Spiralen herstellen *(Tr. chrysosperma)* (Fig. 21, III), oder aber es treten ausser Spiralen noch wärzchen- oder stachelartige Erhabenheiten auf *(Hemiarcyria serpula, H. rubiformis* [PERS.] etc.), die dann gewöhnlich auf den Spiralen selbst stehen (Fig. 21, III).

Innerhalb der Sporocysten liegen die Hohlröhren meistens in grosser Anzahl bei einander und zwar als vielfach durcheinander gekrümmte, schleifenbildende Fäden (Fig. 21, I). Ziemlich spärlich trifft man sie bei *Trichia chrysosperma* BULL. (wenigstens in manchen Früchten).

2. Der Arcyrientypus oder Netztypus. In seiner reinsten Form erscheinen

die Röhren in allen Theilen gleichweit cylindrisch oder stumpf dreikantig, mit ihren freien Enden der Membran angeheftet und durch zahlreiche Anastomosen zu einem einheitlichen, reich- und relativ engmaschigen Netz verbunden. Als eine weitere Eigenthümlichkeit kommt hinzu, dass die Sculptur niemals in Form von Spiralfalten oder Spiralleisten, sondern entweder in Form von vollständigen oder unvollständigen Ringfalten, oder in Gestalt von Stacheln, resp. Wärzchen, seltener von Netzleisten vorkommt. Charakteristisch ist dieser Typus für gewisse Arcyriaceen (*Arcyria* und *Cornuvia*) und für die Perichaenaceen, doch muss bemerkt werden, dass in der letzteren Familie bereits gewisse Modificationen auftreten, der Art, dass die typische Cylinderform der Röhren nicht immer gewahrt wird und auch die Netzbildung theilweise zurücktritt oder ganz fehlt, wodurch entfernte Anklänge an den erstgenannten Typus entstehen.

Während die Ringfaltenbildung bei *Cornuvia serpula* WIGAND, zu schönster Ausbildung gelangt (Fig. 22, B), finden sich Halbringe bei *Arcyria punicea*, Netzleisten bei *Arcyria dictyonema* ROST., Stacheln bei *Arcyria Oerstedtii* ROST., Wärzchen bei *Lachnobolus circinans* ROST., *Arc. Friesii* BERK und BR. u. s. w.

3. Der Strauchtypus. Er tritt zu dem vorhergehenden durch zwei Momente in Gegensatz: Das eine liegt darin, dass die Röhren mehr oder minder auffällige Ungleichheit bezüglich der Weite ihres Lumens besitzen, das andere darin, dass sie unregelmässig strauchartig verzweigte Systeme mit oder ohne Anastomosen bilden. Dieser Typus ist gleichfalls bei Arcyriaceen (*Lycogala*) und bei den Reticulariacen (*Reticularia*) zu finden, Am prägnantesten erscheint er jedenfalls bei *Lycogala flavo-fuscum* EHRB. (Fig. 23, A). Auch die Sculptur ist, wenn überhaupt vorhanden, eine andere, als beim Arcyriaceentypus.

D. Sporen.

1. Gestalt. Grösse. Zahl. Bau.

Innerhalb der Gruppen der höheren Mycetozoen treten die Sporen, sofern sie isolirt vorkommen, stets in Kugelform auf und nur *Aethaliopsis stercoriformis* Z. macht durch ihre ellipsoïdischen Sporen eine Ausnahme[1]). Wo sie zu mehreren zu geschlossenen Complexen vereinigt sind, werden sie (ähnlich dem *Sorisporium* unter den Brandpilzen), an den Berührungsstellen infolge gegenseitigen Druckes stark abgeplattet, was sehr selten und zwar soweit bekannt, nur bei *Enteridium olivaceum* und *Reticularia Lycoperdon* (Fig. 16, D) vorkommt.[2]) Innerhalb der Gruppe der Monadinen erscheint die Sporenform theils kugelig, theils ellipsoïdisch. Bei einer grossen Anzahl von niederen sowohl als von höheren Mycetozoen findet man ausnahmsweise, bald vereinzelt, bald in grösserer Zahl unregelmässige Sporenformen: So nach meinen Beobachtungen, namentlich bei manchen Vampyrellen, bei *Chondrioderma difforme, Tubulina cylindrica, Perichaena corticalis, Trichia chrysosperma* u. A.

In der Abtheilung der höheren Mycetozoen entspricht der Constanz in der Form eine gewisse Constanz in der Grösse der Sporen, sodass man die letztere in der Regel als Unterscheidungsmerkmal der Arten verwenden kann. Anders verhalten sich in dieser Beziehung die niederen Mycetozoen, wo — in der Regel wenigstens — die Sporengrösse in weiteren oder engeren Grenzen

---

[1]) Die Dictyosteliaceen und Ceratien-Sporen, die an dieser Stelle eigentlich nicht in Betracht kommen, da sie nicht in Sporocysten gebildet werden, haben die gleiche Form.

[2]) Nach GÖBEL's eben erschienener Mittheilung sind auch die Sporen von *Tetramyxa parasitica* zu mehreren, nämlich in Tetraden vereinigt.

zu schwanken pflegt, mithin bei Artunterschieden nicht oder nur in beschränkter Weise Verwendung finden kann.

Im Durchschnitt weisen die Sporen der höheren Mycetozoen geringeren Durchmesser, als die der niederen auf. In Bezug auf jene ist zu bemerken, dass die Physaraceen, Didymiaceen, Amaurochaeten, Trichien relativ grosse (etwa 12—20 μ messende), die Cribrariaceen, Stemoniteen, Liceaceen ziemlich kleine (meist nur 5—9 μ betragende), die Lycogalen die kleinsten (3—6 μ) Sporen besitzen. Unter den erstgenannten Gruppen treten die Badhamien als die grösstsporigen auf.

Die abnorm gestalteten Sporen von *Chondrioderma difforme*, *Tubulina cylindrica*, *Perichaena corticalis*, *Trichia chrysosperma* u. A. erreichen meist auch auffällige Dimensionen. (Während z. B. die normalen Sporen von *Trichia chrysosperma* 11—15 mikr. messen, erreichen die abnormen einen Diameter von 60 mikr.).

In den Früchten der höheren Mycetozoen werden die Sporen im Allgemeinen in beträchtlicher Anzahl erzeugt. Grosse mehrere Centimeter im Durchmesser haltende zusammengesetzte Früchte, wie wir sie z. B. bei *Lycogala flavofuscum*, *Reticularia Lycoperdon*, *Amaurochaete atra*, *Aethalium septicum* antreffen, können Hunderttausende, vielleicht Millionen von Sporen produciren (zumal wenn letztere, wie bei *Lycogala*, ziemlich geringe Dimensionen besitzen).

Im Gegensatz dazu bilden die Sporocysten der Monadinen nur eine geringe Anzahl Sporen, meistens nur eine (*Pseudospora*, *Vampyrella*) oder wenige (eine mehrsporige Varietät von *Pseudospora infestans*, *Enteromyxa paludosa* etc.). In der ganzen Gruppe der Mycetozoen sind die Sporen einzellig. Die Membran erscheint als derbe continuirliche Haut, die in den bei weitem meisten Fällen keinerlei Lamellenstruktur erkennen lässt. Eine deutliche Differenzirung in zwei Schichten, deren äussere als *Exosporium* (*Exine*) und deren innere als *Endosporium* (*Intine*) zu deuten wäre, kommt bei den höheren Mycetozoen gar nicht, bei den niederen nur bei wenigen Arten mit dickwandigen Sporen vor.[1]) Bildung besonderer Austrittsstellen in Form von Poren oder Deckelchen ist eine seltene Erscheinung, die bisher nur bei einer Art, *Pseudosporidium Brassianum* beobachtet ward, wo die Membran mit einem Deckelchen versehen erscheint (Fig. 24, XIV bei o).

Die Oberfläche der Membran bleibt in manchen Fällen glatt, namentlich bei den Monadinen, in anderen nimmt sie eine besondere, den Kryptogamensporen ähnliche Sculptur an, die theils in Form von Wärzchen oder Stacheln, theils in Form von Leisten auftritt, die meistens zu einem bald engeren, bald weiteren Maschennetz (*Cornuvia serpula* (Fig. 22, C), *Trichia chrysosperma* (Fig. 21, V) verbunden werden und ihrerseits wieder mit Wärzchen oder Stacheln besetzt sein können.[2]) Gewöhnlich ist die Sculptur gleichmässig über die ganze Oberfläche gelegt, und nur als Ausnahmefall bleibt eine Hälfte ganz frei von ihr. Eben so selten ist bilaterale Ausbildung der Sculptur. Sie findet sich z. B. bei *Reticularia Lycoperdon* (Fig. 16, D) und *Haplococcus reticulatus* Zopf, wo die eine Seite der Spore bloss Netzleisten, die andere ausser dieser Form noch 3 in Pole zusammenstossende Leisten zeigt, wodurch eine gewisse Aehnlichkeit mit manchen Farnsporen hervorgerufen wird.

---

[1]) Ich fand solche Mycetozoen als Schmarotzer in den Oosporen von Oedogonien, Vaucherien etc.

[2]) Ob die Leisten eher als Faltungen denn als Verdickungen aufzufassen sind, ist wohl für *Trichia* und *Cornuvia* zu bejahen.

Fast immer rührt das Colorit der Sporen von einer Tinction der Membran her, so bei allen bekannten höheren Mycetozoen; hie und da bei niederen Formen verdankt die Spore ihre Färbung dem Inhalt (*Vamprella Spirogyrae* z. B.). Eine ganze Gruppe der Eumycetozoen zeichnet sich durch kräftiges dunkles Colorit (Violett oder Violettbraun) aus. Es ist dies die Gruppe der Stereonemeen (Physaraceen, Didymiaceen, Spumariaceen, Amaurochaetaceen). Diluirte und meist hellere Färbungen findet man bei den Peritricheen (Cribrariaceen) und Coelonemeen (Trichiaceen, Arcyriaceen, Liceaceen, Perichaenaceen).

Was die chemische Beschaffenheit der Membran betrifft, so zeigt sie bei zartwandigen, farblosen oder nur diluirt gefärbten Sporen z. B. von *Lycogala epidendrum*, von manchen Arcyrien, von *Trichia varia* mit Jod und Schwefelsäure Celluloseähnliche Reaction; auch die Sporenhäute mancher Monadinen, wie der Vampyrellen und Verwandter sind cellulosehaltig. Nach Häckel ist die Sporen-Membran von *Myxastrum radians* verkieselt. Dem Sporenplasma eingelagert finden sich mitunter Fremdkörper von meist bräunlicher Färbung. Sie sind als unverdaute Ingesta-Reste anzusprechen. Bei der Bildung der Sporen wurden sie zufällig mit eingeschlossen. Soweit mir bekannt kommen in der Gruppe der niederen Mycetozoen derartige Einschlüsse nicht vor. Hier werden die unverdaulichen Reste vor der Sporenbildung stets aus dem Plasma ausgeschieden. Wohl aber kann man sie bei den höheren Pilzthieren beobachten. So traten sie mir z. B. in abnorm grossen Sporen von *Chondrioderma difforme (= Didymium Libertianum)* häufig entgegen und zwar in Form 1—2 dicken, bräunlichen, von einer Vacuole umschlossenen Klumpen. In normal grossen Sporen jener Species fand ich sie ebenfalls, nur zeigten sie hier entsprechend geringere Dimensionen und kamen stets in der Einzahl vor. Aehnliche Beobachtungen theilte bereits de Bary mit, doch ohne auf die Deutung der Einschlüsse einzugehen.

Bei einigen Repräsentanten der Monadinen-Gruppe konnte ich im Sporenplasma regelmässig stark lichtbrechende krystallähnliche Körper nachweisen, die sich in ziemlich concentrirter Salzsäure ohne Gasentwicklung lösten und wahrscheinlich Krystalle von oxalsaurem Kalk darstellen (Fig. 35, F). Sie fanden sich auch in der Amoebenform vor (Fig. 35, E).

In den Sporen der Mycetozoen findet sich, wie in allen Kryptogamen-Sporen stets eine grössere oder geringere Menge von Reservestoffen aufgespeichert, welche als Bildungs- und Ernährungsmaterialen für die beim Keimungsprocesse entstehenden Zellen (Zoosporen oder Amoeben) Verwendung finden. Dieses Reservematerial kommt in 2 Formen vor, nämlich als feinere oder gröbere, mehr oder minder stark lichtbrechende Körnchen, oder in Gestalt relativ grosser stark lichtbrechender Massen von Tropfenform. Die chemische Natur dieser Massen bleibt noch zu ermitteln. In grösseren Mengen verdecken dieselben ganz oder theilweis den übrigen Inhalt, insbesondere auch den so schwach lichtbrechenden, relativ kleinen Kern, den sie übrigens vollständig umkapseln können. Der Nachweis dieses letzteren Körpers wird dadurch natürlich sehr erschwert. Wie ich an verschiedenen Monadinen constatiren konnte, macht das Reservematerial unter gewissen Verhältnissen Wanderungen vom Centrum nach der Peripherie, auch können Verschmelzungen und Theilungen der Körner und Tropfen vorkommen.

Folgende Beispiele mögen zur Erläuterung des Dargelegten dienen: Der in

Cladophora lebende *Gymnococcus perniciosus* ZOPF zeigt in jungen Sporen das Reserveplasma in Form von Körnchen, welche in dichter Lagerung den übrigen Inhalt in Form eines peripherischen Mantels umkleiden. Zur Zeit, wo die Reife eingetreten, fand ich diese Körner zu einem einzigen grossen Tropfen zusammengeflossen. Aehnlich verhielten sich *Diplophysalis stagnalis* und *Nitellarum*, sowie *Pseudospora parasitica*. Bei *Pseudospora aculeata* ZOPF lagert sich das Reservematerial polar in Form zweier Menisken. *Gymnococcus spermophilus* ZOPF, in Sporen von *Cylindrospermum*, bildet einen sehr grossen excentrischen oder zwei minder grosse in den Brennpunkten des Ellipsoïds liegende Tropfen. Sie wandern später den Polen zu, Meniskenform annehmend, und jetzt kann man den früher verdeckten, schön amoeboïden Kern in seinen Bewegungen beobachten.

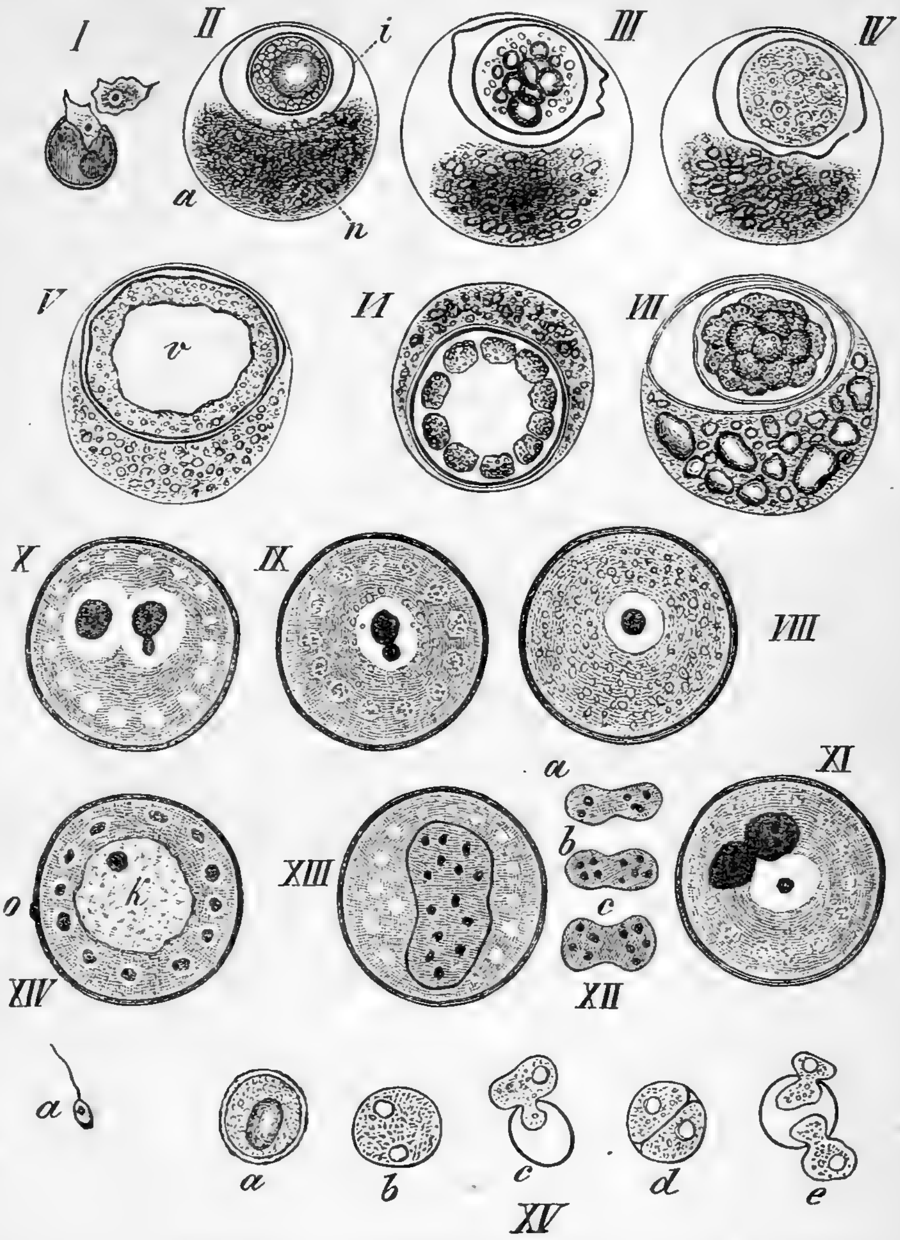
Die Sporen von *Vampyrellidium vagans* ZOPF enthalten als Reservematerial feine Körnchen, die auch bei längerem Eintrocknen niemals zu grösseren Massen zusammenfliessen.

2. Keimung[1]).

Am längsten bekannt und genau für eine ganze Anzahl von Formen namentlich durch DE BARY untersucht sind die Keimungserscheinungen bei den höheren Mycetozoen. Sie treten hier in einer gewissen Einfachheit auf, sind leicht zu erzielen und in ihrem Verlauf ohne Schwierigkeiten zu beobachten. Man braucht nur Sporen irgend welcher Art auf ein für sie passendes, vorher angefeuchtetes Substrat auszusäen, so wird man meistens schon nach 6—24 Stunden zum Resultate kommen. Die Spore schwillt zunächst durch Imbibition von Wasser etwas auf, gleichzeitig treten 1—2 kleine contractile Vacuolen auf. Endlich platzt infolge des Druckes der Plasmamasse die Sporenhaut, und der Inhalt schlüpft in Form von einem (seltener 2) Schwärmern durch den Riss aus. Enthält das Schwärmerplasma unverdaute Nahrungsreste, so werden diese vor dem Ausschlüpfen abgeschieden. Die meisten Monadinen weisen complicirtere Keimungsverhältnisse auf, doch sind nur wenige Formen bisher genauer untersucht.

Was die Frage nach dem Verhalten solcher Sporen betrifft, welche reich an Reservematerial sind, so lässt sich diese für *Diplophysalis Nitellarum*, wo ich sie untersuchte, folgendermassen beantworten. Das Reservematerial ist hier vorhanden in Form eines grossen centralen oder excentrischen, oft das Lumen der Zelle fast ausfüllenden Körpers, der den Kern vollständig verdeckt (Fig. 24, II). Die Keimung wird dadurch eingeleitet, dass dieser Körper sich auflöst in kleinere (Fig. 24, III), zuletzt in sehr kleine Theilchen, welche das Plasma nun gleichmässig durchsetzen (Fig. 24, IV). Um diese Zeit vergrössert sich das Volumen der Zelle nicht unbeträchtlich und die Membran wird dünner. Später nimmt die Aufschwellung häufig so bedeutend zu, dass die secundäre Sporocystenhaut ganz von der Spore ausgegefüllt erscheint und nun beide Häute wie eine erscheinen (Fig. 24, V, VI). Darauf tritt in dem körnigen Plasma eine Abscheidung von wässriger Flüssigkeit auf, welche sich in Bildung von Vacuolen documentirt. Durch Zusammenfliessen der letzteren entsteht eine grosse centrale Vacuole (Fig. 24, V v) und damit wird das Plasma zu einem dicken, hohlkugelförmigen Wandbeleg. Durch Zerklüftung desselben werden je nach der Grösse der Sporen 20—40 Portionen gebildet, deren jede einem Schwärmer entspricht (Fig. 24, VI, VII). Diese durchbohren an den verschiedensten Stellen die Sporenhaut und die um-

[1]) Literatur: DE BARY, Mycetozoen, pag. 79. — CIENKOWSKI, Das Plasmodium (PRINGSH. Jahrb. III). — BRASS, Biologische Studien, Heft 1, pag. 70—74. — BORZI, *Protochytrium Spirogyrae*, Nuov. Giorn. bot. ital. Vol. XVI, Heft 1.



(B. 470) Fig. 24.

Auskeimung der Sporen. I 390fach. Spore von *Chondrioderma difforme (Did. Libertianum)*, in der Auskeimung begriffen. Aus der geplatzten Haut tritt soeben eine Zoospore aus, eine zweite ist bereits ausgeschlüpft. Der rundliche zurückbleibende Körper ist ein Schleimklümpchen (nach DE BARY). II—VII Sporocysten mit Dauersporen von *Diplophysalis Nitellarum* CIENK. in den verschiedenen Stadien der Auskeimung. 540 fach. Zwischen der äusseren primären (a) und der inneren, secundären (i) Cystenhaut liegen zur Seite geschoben Nahrungsreste (n), in allen Figuren zu sehen und aus veränder-tem Chlorophyll oder aus Stärke bestehend. II Vor der Keimung, im Innern der Dauerspore ist noch der grosse fettartige Körper zu sehen und peripherisch Reserveplasma in Körnerform. III Die fettartige Masse löst sich in grössere und kleinere Tropfen auf. IV Der Inhalt der Spore ist feinkörnig geworden. V Das Plasma hat sich infolge der Bildung einer grossen Vacuole v wandständig gelagert) optischer Durchschnitt). VI Der Wandbeleg in Schwärmer zerklüftet (optisch. Durchschn.). VII Maulbeerartiger Schwärmerhaufen von oben gesehen. VIII—XIV *Pseudosporidium Brassianum* ZOPF (stark vergr.; nach BRASS). Dauersporen in verschiedenen Stadien der Auskeimung. VIII Das Plasma ist noch gleichmässig körnig. IX Das Plasma ist peripherisch in helle Kugeln zerfallen; neben dem Kerne tritt eine grössere Kugel von stark chromatinhaltiger Substanz auf. Die Kugel hat sich abgelöst und es wird eine zweite in der Nähe des Kerns abgeschieden. XI Beide verschmelzen. XII a Die beiden Körper sind zu einer Bisquitfigur verschmolzen, in der lebhafte Kerntheilung stattfindet. b c Es sind bereits 9 Kerne gebildet. XIII Der Körper ist gross schuhsohlenförmig und chromatinärmer geworden; er enthält 14 Kerne. XIV Spore im optischen Durchschnitt. Im Centrum der alte Kern k, peripherisch die noch nicht ganz ausgebildeten Schwärmer mit ihren Kernen; o Austrittsstelle, durch ein Deckelchen verschlossen; a ein freier Schwärmer. XV *Protomonas Spirogyrae* BORZI Keimungsstadien der Dauersporen, 350fach, nach BORZI. a Spore mit dem grossen Fettkörper. b Der Körper hat sich aufgelöst und es sind 2 Vacuolen aufgetreten. c Der Inhalt hat sich zu einer eben ausschlüpfenden Amoebe umgebildet. d Theilung des Sporeninhalts in 2 Amoeben. e Ausschlüpfen desselben.

gebenden Cystenhäute und gelungen so ins Wasser. Das Verhalten des Sporen-Kernes während der Keimungserscheinunen zu studiren, verhindert leider das massige Reservematerial.

Unter den niederen Mycetozoen zeigen nur wenige die einfache Keimungsweise der höheren: so *Vampyrellidium vagans* (unter den Vampyrelleen), dessen Sporeninhalt ohne weitere besondere Vorbereitungen zur Amoebe wird.

Der gleichfalls einfache Keimungsprocess von der Pferdemist bewohnenden

Bursulla crystallina Sorokin hat insofern etwas ganz Eigenthümliches, als das Keimungsprodukt sich sofort zur Amoeben erzeugenden Zoocyste umformt. Der Vorgang stellt sich nach Sorokin's Untersuchungen in der Weise dar, dass der Sporeninhalt aus der gesprengten Haut heraustritt und sofort zu einem gestielten Körper umgeformt wird, der sich mit Membran umgiebt und später sein Plasma zu Amoeben umbildet.[1])

Einen eigenthümlichen Modus der Dauersporen-Keimung hat Brass beobachtet an einem nicht näher benannten *Mycetozoum*, das ich zu den Pseudosporeen stelle und als *Pseudosporidium Brassianum* bezeichnen will. Ich lasse die Beobachtung nach Brass's Darstellung folgen: Man sieht an den Sporen (Fig. 24 VIII) central den Kern, um ihn herum helles Plasma (Ernährungsplasma) um dieses körniges Plasma (Nahrungsplasma) und peripherisch helles feinkörniges Plasma (Athmungsplasma). Bald beginnt das Nährplasma seine assimilatorische Thätigkeit, es durchsetzt die ihm zunächst liegende Partie des Nahrungsplasmas, verdaut die Körner in demselben und bewirkt schliesslich eine ganz feinkörnige Ausbildung desselben. Dieser Prozess vollzieht sich bei etwa 16° schon innerhalb 12 Stunden. Dabei wird der Kern heller und hebt sich nicht mehr so scharf vom umliegenden Nährplasma ab. Nun bilden sich in kurzer Entfernung von der Cystenwand kleine kugelige Plasmaballen, welche in geschlossener Schicht die centralen Plasmamassen umlagern (Fig. 24, IX). Sodann tritt eine eigenthümliche Neubildung in der Nähe des Kerns auf. Neben dem letzteren entsteht nämlich ein zunächst kleiner, kernartiger Körper von starkem Lichtbrechungsvermögen (Fig. 24, IX). Derselbe rückt gegen den Kern hin, worauf letzterer amoeboïde Bewegungen ausführt, wie wir sie bei der Kerntheilung kennen lernten. Nachdem jener kugelige Körper beträchtlich gewachsen ist, entfernt er sich vom Kern (Fig. 24, X) und man bemerkt nun in jenem einen kleinen Kern. Dicht neben dem primären Kern bildet sich dann ein zweiter kugeliger Körper (Fig. 24, XI). Beide Körper wachsen nun unter Nahrungsaufnahme schnell, rücken gegen einander und verschmelzen sodann zu einem bisquitförmigen Körper (Fig. 24, XII). Gewöhnlich sind kurz vor dieser Verschmelzung aus dem Kern des zuerst gebildeten Körpers zwei neue Kerne hervorgegangen, so dass die bisquitförmige Figur 3 Kerne aufweist.

Färbt man die Dauerspore, die das letztere Stadium zeigt, nach Fixirung mit Chromsäure durch Borax-Carmin, so findet man, dass sich die peripherischen Schichten nur ganz blass färben, der ursprüngliche Amoebenkern eine tief dunkle Färbung zeigt, die bisquitförmige Figur sich in einem Mitteltone färbt, während die Kerne in derselben tief-dunkelrothe Tinction erfahren. Dem neuen Plasmakörper fällt nach Brass die Function der Fortpflanzung, der Schwärmerbildung zu (Fortpflanzungsplasma). Auffällig sind die amoeboïden Bewegungen, welche zum Zweck der Aufnahme von Nahrungsplasma, welches sich in Ballen peripherisch abgeschieden hat, dienen. Infolge dieser Nahrungszufuhr vergrössert er sich, während gleichzeitig die Zahl seiner Kerne sich mehrt. Die Vergrösserung schreitet schliesslich so weit, dass er das centrale Plasma in Kugelschalenform umlagert. Um jeden Kern sieht man jetzt eine helle Plasmazone (XIV), da wo diese Plasmazonen aneinander grenzen, ist feinkörniges Plasma vorhanden. Jede Plasmaportion mit ihrem Kern wird zu einem Schwärmer.

Nach den Beobachtungen des genannten Autors bleibt während der Entwicklung der für die Schwärmsporenbildung bestimmten Kerne

[1]) Siehe die bei *Bursulla* stehenden Figuren u. Erkl.

merkwürdiger Weise der ursprüngliche Kern des Individuums sammt dem umgebenden Nährplasma bestehen (Fig. 24, XIV k). Erst später verschwinden beiderlei Inhaltstheile, indem sie zur Ausbildung der Schwärmsporenschicht aufgebraucht werden, so dass schliesslich nur noch ihre körnigen Reste vorhanden sind. Ob der soeben geschilderte, höchst eigenartige Modus der Dauersporen-Keimung auch bei anderen niederen Mycetozoen zu finden, bleibt noch zu ermitteln.

Endlich hat Borzi[1]) den Keimungsvorgang von *Protochytrium Spirogyrae (Protomonas Spirogyrae)* näher studirt. Hier wird der grosse fettreiche Körper inmitten der Dauerspore (Fig. 24, XV a) aufgelöst und in der Plasmamasse fein vertheilt; dann treten ein bis zwei Vacuolen auf (XV b), und endlich theilt sich der Inhalt, sofern er 2 Vacuolen enthält, in 2 Theile (XV d). Sie werden zu Amoeben und durchbohren die Membran an 2 verschiedenen Punkten (XV e) oder an derselben Stelle. Das Verhalten des Kernes während dieses ganzen Prozesses ist noch unbekannt. Vor oder während der Keimung wird die Sporocystenhaut aufgelöst und die Spore auf diese Weise frei.

II. Das Plasmodiocarp.

Wie schon ältere Botaniker (Batsch, Persoon, Nees etc.) constatirten, bilden

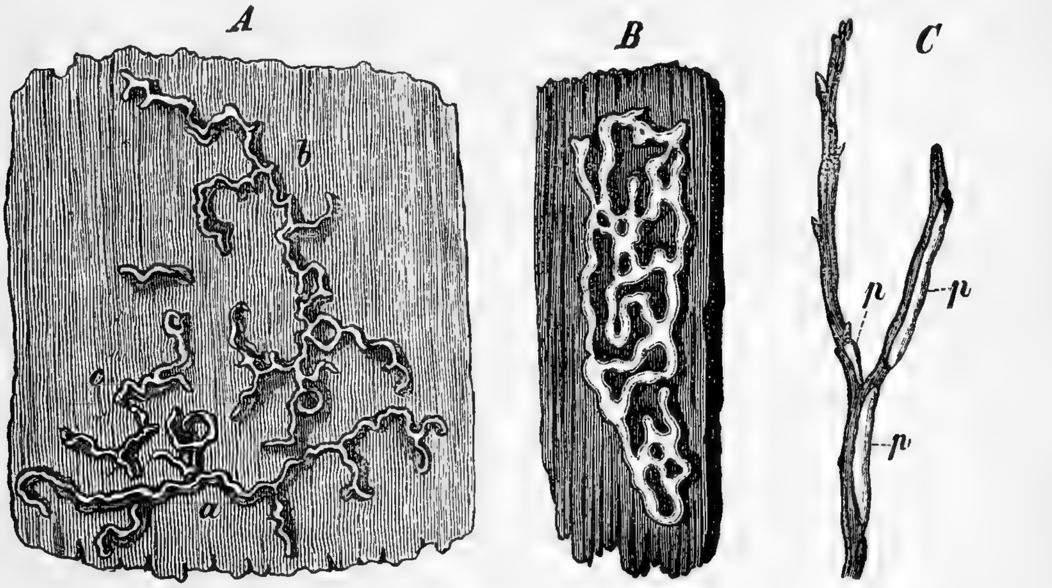


Fig. 25. (B. 471)

A Rindenstück mit drei Plasmodiocarpien (a b c) von *Physarum sinuosum* Bull., deren Seitenzweige frei sind (nat. Grösse). B Plasmodiocarp von *Hemiarcyria serpula* Scop. einem Holzstückchen aufsitzend. Unregelmässig verzweigt, durch vielfache Anastomosenbildung ein einheitliches Netz bildend (ca. 10 fach). C Zweigstück mit drei Plasmodiocarpien (p) von *Lepidoderma Carestianum* Rabenh., einfache, d. h. unverzweigte, flache Polsterchen darstellend (nat. Gr.).

manche Mycetozoen Früchte, welche bezüglich ihrer äusseren Ausgestaltung stehen bleiben auf einer dem Plasmodium entsprechenden Formstufe, während sie bezüglich ihrer inneren Structur und Ausbildung durchaus auf der Höhe gewöhnlicher einfacher Sporocysten bleiben. Man bezeichnet solche plasmodienartigen Früchte mit Rostafinski[2]) als Plasmodiocarpien (Plasmodienfrüchte) oder mit jenen Botanikern als Serpula-Formen. Sie zeigen jedoch, wie

---

[1]) *Protochytrium Spirogyrae*, Nuov. Giorn. bot. ital. Vol. XVI. 1884. No. 1.

[2]) Versuch eines Systems der Mycetozoen.

es scheint, niemals die durch so reiche Zweig- und Anastomosenbildung bedingte gewöhnliche Plasmodienconfiguration. Vielfach vereinfacht sich der Plasmodiumkörper vor der Fructification wesentlich und zwar durch möglichstes Einziehen der Zweige und Anastomosen und so treffen wir die in Rede stehende Fructification meist nur in einfacher Schlauch- oder Wurmform oder in wenig verzweigten Adersystemen an, die meistens infolge von Anastomosenbildung mehr oder minder ausgesprochenen Netzcharakter tragen. (Die umstehende Fig. 25, sowie Fig. 22, A bringen diese Verhältnisse zur Anschauung. Siehe Erkl.) Da die Plasmodien bei derselben Art bald klein, bald gross ausfallen und häufig sich vor der Fructification fragmentiren, so wird natürlich auch in der Grösse der Plasmodienfrüchte bei derselben Art eine grössere Variation stattfinden (wie schon Fig. 25, A abc andeutet). Was die Verbreitung der Plasmodiocarpien innerhalb der Gruppe betrifft, so fehlen sie den Monadinen und unter den Eumycetozoen den Sorophoreen und Exosporeen ganz, während sie unter den Endosporeen nicht allzuselten vorkommen, den Peritricheen mangeln sie indessen ganz. Unter den Endotricheen wurden sie bei 8 Genera gefunden, die sich auf 6 Familien vertheilen:

Coelonemeen;	Trichiaceen:	*Hemiarcyria Serpula.*
		Hemiarcyria rubiformis, forma plasmodiocarpia.
	Arcyriaceen:	*Cornuvia Serpula.*
	Perichaenaceen:	*Perichaena corticalis.*
	Liceaceen:	*Licea.*
Steronemeen;	Physareen:	*Physarum sinuosum, gyrosum* ROST; *leucophaeum* FR., γ *flexuosum* ROST., *Ph. Schumacheri,* ε *compactum* ROST.
	Didymiaceen:	*Didymium complanatum* BATSCH, *dubium* ROST., *squamulosum* A. u. S., *forma* δ ROST. — *Chondrioderma anomalum* ROST., *reticulatum* ROST., *Lepidoderma Carestianum* RABENH.

Sie sind aber keineswegs immer die ausschliessliche Form der Fructification, denn einzelne der genannten Arten bilden daneben auch noch gewöhnliche Sporocysten; für einige Species scheint die Plasmodiocarpienbildung indessen die Regel zu sein (*Hemiarcyria Serpula,* Fig. 25, B).

III. Der Fruchtkörper (Aethalium).

Begriff — Vorkommen — Habitus — Gefüge.

Unter einem Fruchtkörper (Aethalium ROSTAFINSKI) versteht man seit DE BARY eigenthümliche Zusammenhäufungen von Einzelfrüchten in der Art, dass diese ihre Individualität mehr oder minder einbüssen und ein einheitliches, mehr oder weniger geschlossenes Gebilde zu Stande kommt. Diese Fruchtform repräsentirt mithin eine höhere Stufe der Fructification, als die durch die einfache Sporocyste angezeigte. Soweit unsere jetzigen Kenntnisse reichen, kommt sie nur der Gruppe der Endosporeen unter den höheren Mycetozoen zu, fehlt also den Sorophoreen, Exosporeen und allen Monadinen. Sie tritt nur sporadisch in den Unterabtheilungen jener Gruppe auf, wie folgende Uebersicht zeigt:

Peritricheen;	Clathroptychiaceen	*Clathroptychium rugulosum.*
		Enteridium.
	Cribrariaceen	fehlt.

Endotricheen;	Stereonemeen	Physaraceen	*Fuligo varians* u. *Aethaliopsis stercoriformis.*
		Didymiaceen	fehlt.
		Spumariaceen	*Spumaria alba* BULL.
		Stemonitaceen	fehlt.
		Enerthenemeen	fehlt.
		Amaurochaetaceen	*Amaurochaete atra.*
		Brefeldiaceen	*Brefeldia maxima.*
		Echinosteliaceen	fehlt.
	Coelonemeen;	Trichiaceen	fehlt.
		Arcyriaceen	*Lycogala epidendrum* u. *L. flavo-fuscum* EHRB.
		Reticulariaceen	*Reticularia Lycoperdon* BULL.
		Liceaceen	*Lindbladia* u. *Tubulina cylindrica* BULL, *Tubulifera umbrina* ZOPF.

Es giebt also unter den etwa 200 Arten der *Eumycetozoa* nur etwa 13 Aethaliumbildner.

Bezüglich des Habitus des Fruchtkörpers treten bei den verschiedenen

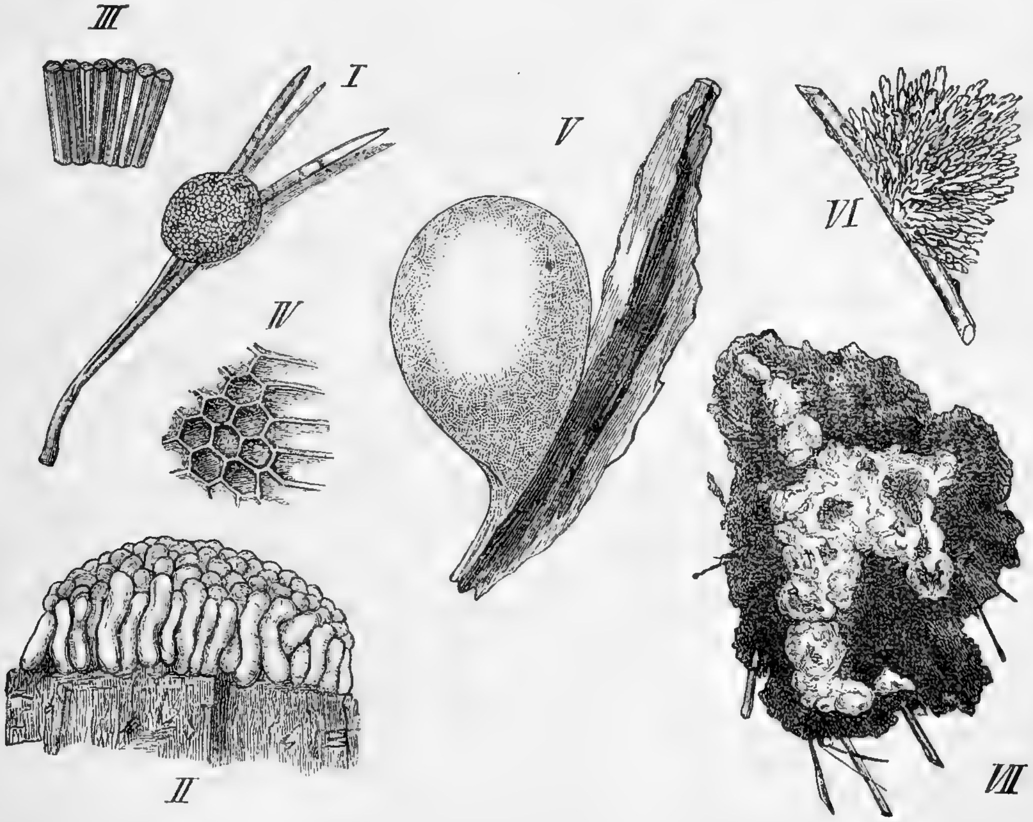


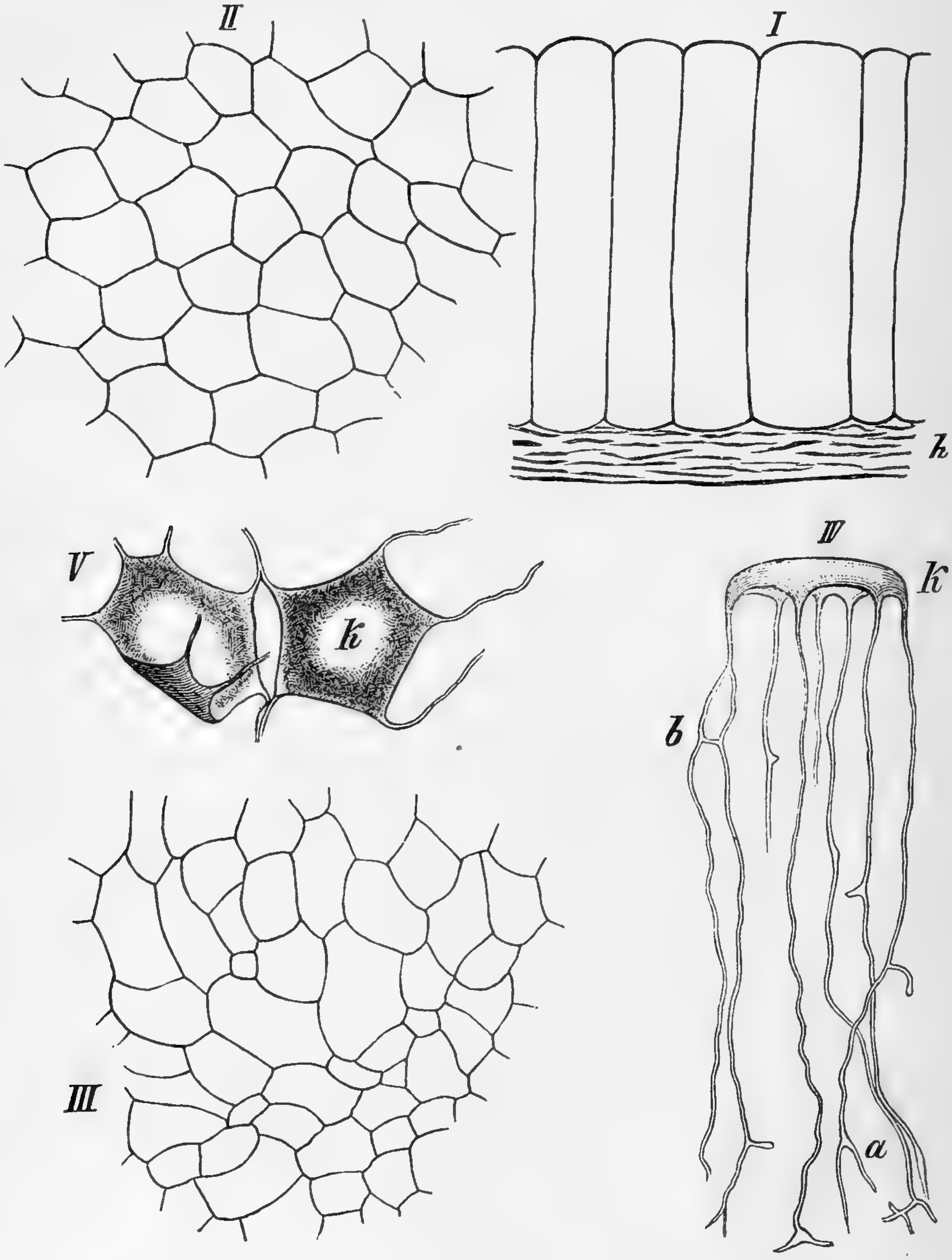
Fig. 26. (B. 472.)

Aethalienformen. I nat. Gr. Ein Aethalium (kleines Exemplar von *Tubulina cylindrica* BULL) auf Kiefernadeln. II etwa 10fach. Kleines Aethalium derselben Art von der Seite gesehen. Die dem Beschauer zugewandten peripherischen Elemente von unregelmässiger, wurstförmiger Gestalt. III Früchtchen aus dem Centrum der Wabe, von regelmässiger prismatischer Form 10fach. IV 15fach. Stückchen einer Wabe mit bereits geöffneten Früchtchen. V nat. Gr. Fruchtkörper von *Lycogala flavo-fuscum* EHRB., einem Rindenstück aufsitzend, von Bauchpilz-(Bovist-) artiger Gestalt. VI strauchförmig verzweigter Fruchtkörper von *Spumaria alba*, nat. Gr. VII Fruchtkörper von *Aethaliopsis stercoriformis* Z. von unregelmässig-wurstartiger Form, nat. Gr.

Arten nicht unerhebliche Verschiedenheiten hervor. Die von *Clathroptychium* bilden niedrige Scheiben, die von *Enteridium, Tubulina* (Fig. 26, I II), *Lindladia, Tubulifera, Reticularia* (Fig. 16, C), *Amaurochaete, Brefeldia* Polster, die von *Fuligo*

varians grosse kuchenförmige Massen, die von *Aethaliopsis stercoriformis* Hühnerkothartige Körper (Fig. 26, VII), die von *Spumaria alba* reich verzweigte strauchförmige Körper (Fig. 17, A, Fig. 26, VI), die von *Lycogala* endlich rundliche Gebilde von Bovistform (Fig. 26, V).

Nicht minder beachtenswerthe Differenzen stellen sich heraus bezüglich des



(B. 473.) Fig. 27.

Clathroptychium rugulosum WALLR. I 50fach. Verticalschnitt durch ein Aethalium, die prismatischen Früchte sind in eine Schicht geordnet, h Hypothallus. II 50fach. Stück eines Aethaliums, die Anordnung der Einzelfrüchtchen in der Ansicht von oben zeigend. III Stück von demselben Aethalium, von der Unterseite gesehen, die Basaltheile der Früchtchen, in ähnlicher Weise, wie bei II geordnet, 50fach. IV 100fach, ein Einzelfrüchtchen. Die untere Wandung ist wegpräparirt, von der oberen flach kappenförmigen k gehen nach der unteren 7 Capillitiumfasern, die den 7 Kanten der Frucht in ihrer Lage entsprechen. Die Wandung ist bereits obliterirt. Bei a Verzweigung, bei b Anastomosenbildung. V 100fach. Zwei Scheitelkappen, die eine k 5zipfelig, die andere 7zipfelig, mit Fragmenten ihrer Capillitiumfasern.

Gefüges der einzelnen Formen, über das man sich in den meisten Fällen erst auf Vertical- und Querschnitten, zum Theil auch in der Ansicht von oben ge-

nauer orientiren kann. Die einfachsten Fälle werden bei *Clathroptychium rugulosum* (Fig. 27) und *Tubulina cylindrica* (Fig. 26, II III) angetroffen, wo die Früchtchen in einer Lage senkrecht und lückenlos neben einander stehen (Bienenwabenform); durch gegenseitigen Druck erlangen sie prismenartige Gestalt (Fig. 18, I, Fig. 26, III). Minder regelmässig sind die Elemente in den Fruchtkörpern von *Fuligo varians* gelagert, woselbst sie vielfach durch einander gewundene oder verflochtene verzweigte und anastomosirende Schläuche darstellen, die theils lückenlos aneinander schliessen, theils kleine Lücken zwischen sich lassen (Geflechtform) (Fig. 29, ABC). Die Aethalien von *Spumaria alba* bestehen ferner, wie bereits angedeutet, aus unregelmässig-verzweigten Einzelfrüchtchen, die durch Anastomosen unter einander verbunden sind. Eine Verflechtung wenigstens der Endzweige findet in der Regel nicht statt, vielmehr bleiben die Zweige frei und so kommen strauchartige, an die Clavarien unter den höheren Pilzen erinnernde Aethalien zu Stande (Strauchform) (Fig. 26, VI, Fig. 17, A). Die reifen Aethalien von *Lycogala*, *Amaurochaete* etc. lassen ein auf ihre Zusammensetzung aus Einzelfrüchten hindeutendes Gefüge überhaupt nicht mehr erkennen, ein Umstand, der damit zusammenhängt, dass die Wandungen der Einzelfrüchtchen entweder gar nicht zur Ausbildung gelangen, oder doch frühzeitig obliteriren.

Die Aethalien erscheinen entweder hüllenlos (nackt) oder mit besonderer Hülle umgeben. Beispiele für den ersteren Fall liefern *Clathroptychium rugulosum* (Fig. 27, V), *Tubulina cylindrica* (Fig. 26, II), *Spumaria alba*, *Aethaliopsis stercoriformis*, *Lindbladia effusa*, für den letzteren *Amaurochaete atra*, *Brefeldia maxima*, *Tubulifera umbrina*, *Reticularia Lycoperdon*, *Fuligo varians* (Fig. 29, C D) und die *Lycogala*-Arten. Jene Hülle ist entweder eine einfache dünne Haut und dann durch Erstarrung des peripherischen Hyaloplasmas gebildet (*Amaurochaete atra*) oder eine sogenannte Rinde, die sich durch grössere Mächtigkeit und meist complicirten Bau auszeichnet (z. B. *Fuligo* [Fig. 29, D], *Lycogala* [Fig. 23, B]).

Uebrigens sind die Aethalien nicht scharf von Lagern der Einzelfrüchte zu trennen, wenn diese dicht zusammengelagert sind oder wie z. B. bei *Stemonitis* oder bei *Didym. physarioides* (PERS.) (Fig. 12, III) einem mehr oder minder stark entwickelten Hypothallus entspringen.

IV. Entwicklungsweise der Sporenfrucht.[1])

a) Entwicklung der einfachen Sporocyste.

Der Entwickelungsgang gliedert sich, wie schon DE BARY zeigte, in mehrere Phasen: die Formung der Frucht, Ausscheidung überflüssiger Stoffe aus dem Plasma, Bildung von Stiel und Sporocystenwand, Anlage und Ausbildung der Capillitien (nur bei den höheren Mycetozoen) und Sporenbildung.

In der Gruppe der Monadinen vollzieht sich der Formungsprocess fast stets in der Weise, dass die Amoebe oder das Plasmodium sich einfach durch allmähliche Einziehung aller Fortsätze zu einem einzigen rundlichen Körper gestaltet. Zu den Ausnahmen gehört *Enteromyxa paludosa* CIENK., deren relativ grosse, meist gestreckte Plasmodien nach Einziehung der Pseudopodien und Abscheidung einer sehr zarten Hülle in mehrere bis zahlreiche Stücke zerfallen, deren jedes sich zu einer eckigen Sporocyste formt. (Vergl. die später gegeb. Abb.)

---

1) Literatur: DE BARY, Mycetozoen, pag. 55 ff. CIENKOWSKI, Beiträge zur Kenntniss der Monaden. KLEIN, Vampyrella. HAECKEL, Studien über Moneren. DE BARY, Morphol. u. Phys. d. Pilze, Flechten und Myxomyceten. pag. 309.

Innerhalb der Gruppe der höheren Mycetozoen, wo die Sporocysten stets nur aus Plasmodien, und zwar ziemlich entwickelten, entstehen, werden diese Früchte fast immer in der Mehrzahl angelegt. Doch lassen sich hier zwei, auch schon von älteren Botanikern, wie z. B. FRIES, beobachtete Modi der ersten Formung auseinander halten. Der eine findet sich z. B. bei *Chondrioderma difforme* (PERS.). Hier treten gleichzeitig an verschiedenen Punkten des baum- oder netzförmigen Plasmodiums Anschwellungen auf, die sich durch allmähliches Zuströmen des Plasmas aus den benachbarten Plasmodiumsträngen vergrössern (*Leocarpus*, *Diachea*, *Physarum*-Arten, Didymien etc. gehören gleichfalls hierher). Der andere Modus kommt in schönster Ausprägung bei den *Stemonitis*-Arten und manchen Trichien vor, woselbst das Plasmodium den ursprünglichen, verzweigten Charakter aufgiebt, indem es sich zur einheitlichen, flach kuchenartigen Masse zusammenzieht, an deren Oberfläche sich nun dicht gelagerte papillenartige Anschwellungen bilden, welche sich bald darauf zu Sporocysten weiter entwickeln.

(B. 474.) Fig. 28. *Stemonitis ferruginea*, a junge Sporangiumanlage mit beginnender Bildung der Mittelsäule (12 fach). b Sporocyste nach vollendeter Gestaltung; Capillitium und Sporen noch nicht gebildet (15 fach). (Aus DE BARY's Morphol. u. Biologie der Pilze.)

Für diese Stemoniten hat DE BARY die Bildung von Stiel und Columella eingehend untersucht: Nach Beginn der Formung tritt in der noch mit breiter kreisrunder Fläche dem Substrat aufsitzenden Sporocystenlage eine axile, hellbraune hohlcylindrische Mittelsäule auf (Fig. 28, a), deren Basis sich in eine dem Substrat aufliegende Haut ausbreitet. Die Mittelsäule wächst durch Verlängerung ihres oberen Theiles stetig weiter, während die Plasmamasse der Anlage sich streckt und an der Basis verschmälert, um endlich mit fortschreitender Vergrösserung der Columella an ihr hinaufzuwandern (Fig. 28, b). Der untere Theil der Columella wird auf diese Weise frei, zum Stiel, und bleibt höchstens umhüllt von der dann faltig werdenden Membran, die sich an der Oberfläche der Plasmamasse abschied.

Die Entstehungsart der Wandung wurde von STRASSBURGER[1]) genauer studirt und zwar an *Trichia fallax*. Die jüngsten Anlagen von deren Früchten erscheinen als flache corallenrothe Höcker. Zarte Längsschnitte durch das gehärtete Plasma zeigen bereits eine Differenzirung in eine ca. 13 mikr. starken Rindenschicht und die innere Plasmamasse. Jene zeigt deutlich durch die Art der Anordnung der Mikrosomen bedingte radiale Streifung und in ziemlich gleichmässiger Vertheilung Zellkerne. Die Oberfläche der Rindenschicht ist bereits von einer sehr dünnen, glashellen Membran umgeben. Jene flachen Höcker beginnen sich nun vom Substrat zu erheben und konische Form anzunehmen. Längsschnitte durch diese Zustände lehren, dass die eben erwähnte Membran an Dicke zunimmt und zwar von unten nach oben, sodass dieselbe bereits am Grunde bedeutende Dicke erreicht haben kann, während sie am Scheitel noch kaum zu unterscheiden ist. Nicht selten ist eine Andeutung von lamellösem Bau, weit häufiger radiale Streifung an ihr zu erkennen. Ihre innere Grenzschicht ist als ein schmales Grenzhäutchen ausgebildet. Schliesslich geht die konische Gestalt der jungen Frucht in die Keulenform über. Ein schmaler Stiel setzt sich

[1]) Zur Entwickelungsgeschichte der Sporangien bei *Trichia fallax*. Botan. Zeit. 1884. pag. 306 ff.

gegen die eiförmige Cyste ab. Die Ausbildung der Membran geht nun rasch ihrer Vollendung entgegen. Dieselbe erlangt am Stiel und in den unteren Theilen des Fruchtkörpers eine beträchtliche Dicke, während sie in den oberen Theilen weit schwächer bleibt. Die fertige Membran besteht aus einer starken, glashellen, äusseren, und einer weit scwächeren, gebräunten, inneren Schicht. Letztere erlangt nur am Stiel und in den unteren Theilen des Fruchtkörpers eine merkliche Dicke. Die Aussenfläche der Membran ist von einer zarten Cuticula bedeckt, die aber nur schwach cutinisirt ist. Am Stiel hat die Membran Falten geschlagen. Es hängt dies mit dem Umstande zusammen, dass erst spät ein Theil des Sporocysteninhalts sich nach oben zieht. Die Membran um die unteren Theile der Anlage muss nun auf eine viel engere Cylinderfläche zurückweichen und faltet sich hierbei.« Nach dieser Einfaltung werden noch neue Membranlamellen von innen angelagert, die aber nicht den Falten folgen, sondern über dieselben hinweglaufen. Auch wird zwischen jenen Falten vielfach körnige Substanz eingeschlossen. Alle diese Momente deuten darauf hin, dass die Membran durch Apposition neuer Lamellen wächst. Die Schicht, welche diese Lamellen liefert, ist die oben erwähnte Rindenschicht. So würde also die Sporocystenhaut der höheren Mycetozoen bezüglich ihrer Entstehungsweise mit anderen Zellhäuten übereinstimmen. Fast noch klarer tritt die Lamellenbildung bei den unter dem Abschnitt »Bau der Sporocysten« besprochenen Monadinen *(Vampyrella Spirogyrae, pendula, Diplophysalis* etc.) entgegen, da hier die einzelnen Lamellen in der Regel durch ziemlich weite Zwischenräume getrennt sind. (Vergl. Fig. 10, III—VII).

Die Entstehung des Hypothallus, die übrigens für die verschiedenen Formen noch näher zu untersuchen ist, beruht offenbar in vielen Fällen auch auf wiederholter Abscheidung von Membranlamellen seitens der Rindenschicht des Plasmas.

Die beiden Capillitienformen, die ich als Stereonemata und Coelonemata unterschied, entstehen, wie wir aus den Untersuchungsresultaten DE BARY's[1]) und STRASSBURGER's[2]) zu schliessen haben, in ganz verschiedener Weise: erstere nämlich durch Erstarrung von Hyaloplasma-Strängen, letztere, speciell die Trichia-Röhren (Fig. 21) als Membranen, die eigenthümlicher Weise um langgestreckte, vorwiegend wässrige Flüssigkeit führende Vacuolen angelegt werden. Die den Hohlraum umgebende plasmatische Hautschicht füllt sich nämlich nach STRASSBURGER mit Mikrosomen an, welche dicht aneinander gereiht werden und sonstiger Erfahrung nach zu einer homogenen Membran verschmelzen. Die soliden verjüngten Enden der Hohlröhren von *Trichia fallax* kommen dadurch zu Stande, dass die Mikrosomenreihen sich an beiden Enden der Vacuole strangförmig in das angrenzende Plasma fortsetzen und hier zu einem soliden Strang verschmelzen. Zunächst ist, wie schon DE BARY zeigte, die Röhrenwand, die bald etwas an Dicke zunimmt, glatt, später erst erfolgt die Bildung der Schraubenbänder, indem nach STRASSBURGER die Mikrosomen sich in schraubigen Reihen anlegen. Doch sollen, wenn ich STRASSBURGER recht verstehe, die Mikrosomenreihen nicht die Schraubenbänder selbst, sondern deren Zwischenräume bezeichnen. Aus den Untersuchungen des genannten Forschers folgt mit Nothwendigkeit, dass die frühere Auffassung der *Trichia*-Röhren als »Zellen« unhaltbar ist. Wie es scheint, geht die Capillitium-Bildung der Sporenentwicklung stets zeitlich voran und erfolgt in

---

[1]) Mycetozoen. pag. 59 ff. 66.

[2]) Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien von *Trichia fallax*. Botan. Zeit. 1884. pag. 305 ff.

allen Theilen des Plasmakörpers gleichzeitig. Bei *Trichia fallax* z. B. tritt sie schon zu der Zeit ein, wo die Fruchtanlage sich erst in Form eines rothen konischen Körpers über das Substrat erhebt; bei *Stemonitis* und Didymien fällt ihr Beginn nach erfolgter definitiver Formirung der Sporocysten.

Die Sporenentwicklung, schon früher von DE BARY[1]) an *Stemonitis* studirt, ist neuerdings noch eingehenderen Untersuchungen durch STRASSBURGER[2]) unterzogen worden, welche sich auf *Trichia fallax* beziehen. Jener Forscher hatte bereits constatirt, dass die Zahl der Kerne der jungen Frucht vor der Sporenbildung bedeutende Vermehrung erfährt, von letzterem wurde der genauere Vorgang dahin festgestellt, dass eine Zweitheilung nach im Wesentlichen dem nämlichen Modus erfolgt, wie wir ihn bei den Kernen höherer Organismen kennen. Um die Kerne sammelt sich schliesslich das Plasma zur Sporenbildung. Die Sporengrenzen sind zunächst durch Körnchen, dann durch helle Linien bezeichnet. Die Mitte jeder Anlage nimmt der kleine Zellkern ein. Ihrer dichten Lagerung entsprechend sind die Sporen anfangs polygonal, erst später runden sie sich ab und erhalten, wahrscheinlich durch Auflagerung von Plasmatheilchen, ihre Sculptur.

b) Entwicklung der Aethalien.

Wenn auch im Allgemeinen der vorhin für die einfachen Sporocysten skizzirte Entwicklungsgang für die zusammengesetzten Früchte gleichfalls maassgebend ist, so kommen doch bei letzteren einige Besonderheiten zur Geltung, die wir am Besten für sich betrachten.

Die Genesis der Fruchtkörper ist in eingehender Weise von DE BARY studirt worden, und zwar an der Lohe bewohnenden *Fuligo varians (Aethalium septicum)*; hier lässt sie sich zugleich am bequemsten verfolgen. »Wo die Bildung eines solchen Körpers beginnt, erscheint zuerst an der Oberfläche der Lohe eine Masse von glänzend gelber Farbe und rahmartiger Consistenz, welche auf der Oberfläche mit zahlreichen, oft korallenartig verästelten stumpfen Wärzchen und Läppchen dicht bedeckt ist. Die Dicke der letzteren kommt meist einer starken Borste gleich, oft beträgt sie bis 1 Millim. Durchsucht man die Lohe, welche die eben hervorbrechende gelbe Masse rings umgiebt, so findet man sie in dem ganzen Umkreis und zwar oft auf fussbreite und mehrere Zoll tiefe Strecken von gelben Plasmodien durchzogen. Letztere sind in dem Umkreis des hervorbrechenden Körpers besonders zahlreich, dicht gedrängt, die ihm nächstgelegenen fliessen in ihn über und sind mit seinen Elementen verschmolzen. Durchschnitte durch den in Alkohol gehärteten Körper selbst (Fig. 29, A) lassen leicht erkennen, dass derselbe durchaus von einem reich- und engmaschigen Geflecht gelber Plasmodiumäste gebildet wird, welche nach allen Seiten hin miteinander anastomosiren, auf der Oberfläche in frei endigende, die Läppchen und Warzen darstellende Zweige getheilt sind und sich am Rande des Körpers unmittelbar in die nächstgelegenen in der Lohe kriechenden Plasmodien fortsetzen. Der gelbe Körper nimmt nun eine Zeitlang an Grösse zu und in dem Maasse, als dies geschieht, werden die Plasmodien in seinem Umkreis seltener; hat er seine Massenzunahme vollendet, so sind letztere gänzlich oder bis auf unbedeutende Spuren verschwunden.

Aus diesen Beobachtungen folgt, dass die oft sehr schnell entstehenden Fruchtkörper dadurch zu Stande kommen, dass die in der Lohe zerstreuten Plas-

[1]) DE BARY, Mycetozoen. pag. 58.

[2]) Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien von *Trichia fallax*. Bot. Zeit. 1884.

modien von allen Seiten her nach einer Stelle der Oberfläche zusammenkriechen und sich hier zu dem beschriebenen Geflechte vereinigen.

Sämmtliche Theile des Geflechtes haben anfangs den gleichen Bau, wie vor der Vereinigung, alle sind gleichmässig gelb gefärbt. Sobald aber der Zuzug neuer Plasmodien aufgehört und der ganze Körper hiermit seine definitive Gestalt und Grösse angenommen hat, tritt eine Sonderung und Wanderung der bisher überall gleichmässig vertheilten Plasmodiumbestandtheile ein. Aus der ganzen bis 8 Millim. dicken peripherischen Schicht des Geflechtes wandert alle farblose organische Substanz als Sporenplasma in den mittleren Theil. Jener Schicht verbleiben also nur die Plasmodiumhüllen, die Körnchen von aus dem Plasma ausgeschiedenem Kalk und der gelbe Farbstoff; ihre Theile collabiren daher und die ganze Schichte trocknet zur Rinde des Fruchtkörpers zusammen. Andererseits schwellen die Plasmodiumäste der Mittelpartie des Körpers durch das in sie einwandernde Sporenplasma gewaltig an, sodass die Lücken ihres Geflechts oft bis zum Verschwinden verengt werden (Fig. 29, B C) und nehmen nach Vollendung der Plasmawanderung die Struktur der Früchtchen von *Physarum* an.[1])

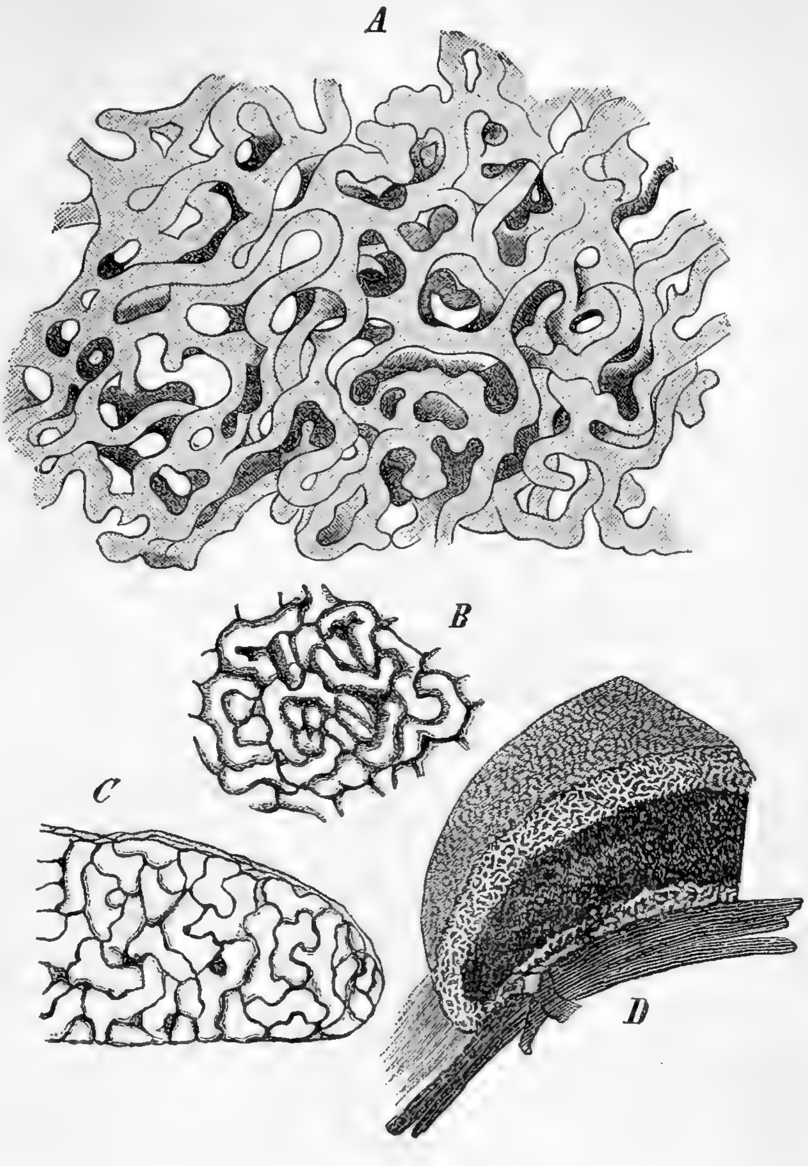


Fig. 29. (B. 475.)

Entwickelungszustände des Fruchtkörpers (Aethalium) von *Fuligo varians (Aethalium septicum)*. A schwach vergr. Stück eines Durchschnittes durch einen in Alkohol erhärteten sehr jungen Fruchtkörper, der noch aus lauter gleichartigen gelben Plasmodiumästen besteht. B 10 fach. Stück eines lebenden, fast reifen und daher schon schwarzbraunen, aber noch weichen Fruchtkörpers, von der unteren Fläche gesehen, die dichte Zusammenlagerung der gekrümmten Einzelsporocysten zeigend. C 10 fach. Verticalschnitt durch ein mit vorigem gleichaltriges kleines Aethalium mit ähnlicher Anordnung der Sporocysten. D nat. Grösse. Stück eines reifen auf Lohe sitzenden Fruchtkörpers. A u. D nach de Bary, B u. C nach d. Nat.

Besonders deutlich lässt sich der beschriebene Process des Ausbaues der *Fuligo*-Fruchtkörper, wie schon de Bary angiebt, verfolgen an den kleinen locker geflochtenen Aethalien, die man so häufig auf Kiefernstümpfen antrifft. Die Aethalienbildung von *Lycogala*, *Spumaria*, *Amaurochaete*, *Reticularia*, *Tubulifera* etc.

[1]) Das Vorstehende ist den »Mycetozoen« de Bary's entlehnt. Ich selbst konnte die dargelegte Entwicklungsgeschichte durch eigene Beobachtungen bestätigen.

dürfte wohl in ganz ähnlicher Weise erfolgen, soweit man dies aus dem Bau der jungen, von DE BARY wenigstens für *Lycogala epidendrum* beschriebenen, und fertigen Zustände folgern darf; doch liegen genauere Beobachtungen über diese Arten nicht vor. Einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung bedarf insbesondere die Rinde der letzgenannten Aethalien, namentlich auch von *Lycogala.* Ihre Struktur ist hier eine ziemlich eigenthümliche. Für *L. flavo-fuscum* EHRENB., wo ich sie untersuchte, ergab sich Folgendes: Die Rinde besteht hier aus einer Membranmasse, in welche in grosser Menge einen gelben bis braunen Farbstoff enthaltende Blasen (Excretblasen) eingelagert sind (Fig. 23, B); in den mittleren Schichten zeigen sie gerundete, meist kugelige Form, in den peripherischen (der Innen- und Aussenfläche entsprechenden) Lagen (a b) dagegen erscheinen sie in radialer Richtung zusammengedrückt. Eine mittlere Region bleibt bisweilen von jenen Blasen ganz frei und weist dann eine Art von Schichtung auf (h). Die dicke Rinde zeigte sich in den mir vorgelegenen, frisch aus dem Freien geholten Exemplaren zusammengesetzt aus kleinen unregelmässigen Schilderchen, die sich von einander ablösen liessen.

Insofern die Elemente der Aethalien von *Fuligo* schlauchförmige, verzweigte und anastomosirende Sporocysten darstellen, könnte man sie auch auffassen als Aggregate von Plasmodiocarpien.

C. Fructification in nackten Fortpflanzungszellen.

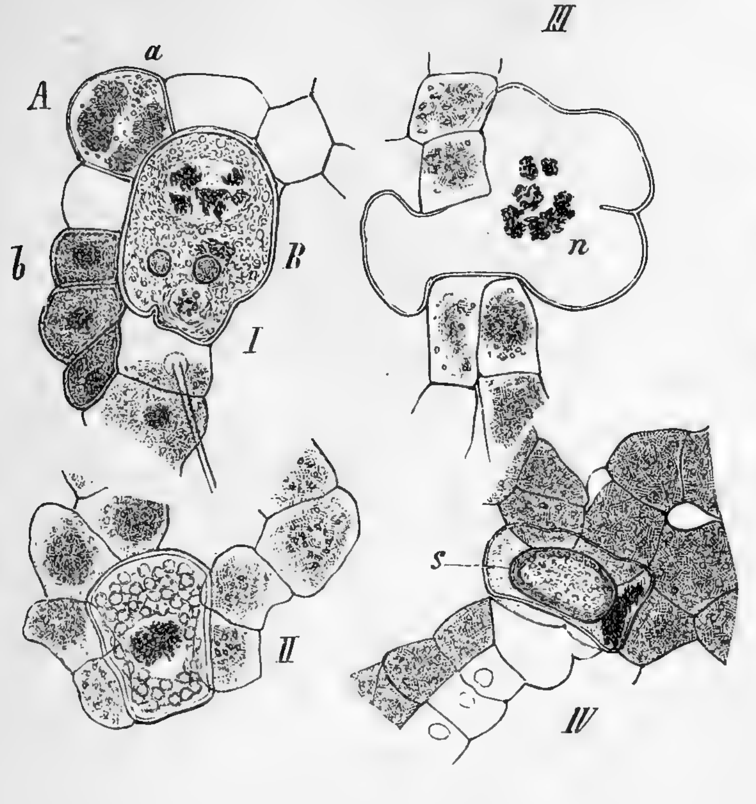
Unter den niederen Mycetozoen sowohl, als unter den höheren kommen vereinzelt einfach organisirte Formen vor, deren Fructification nicht in Cysten, sondern vielmehr in freien, nackten Fortpflanzungszellen besteht, die entweder Zoosporen oder Sporen darstellen. Solche Fortpflanzungszellen gehen aus dem betreffenden vegetativen Zustande (Schwärmer, Amoebe oder Plasmodium) entweder nur in der Einzahl hervor, oder aber der betreffende vegetative Zustand bildet gleich einen ganzen Haufen jener Zellen, ein Vorgang, den man als Sorusbildung bezeichnen könnte. Ein Beispiel für den Fall, dass aus dem Schwärmer eine einzige freie Spore hervorgeht, bietet *Mastigomyxa avida* (die ich bereits in Fig. 1 abbildete); bei *Vampyrellidium* entsteht die freie Spore aus der Amoebe. Das in *Coleochaete* schmarotzende *Aphelidium deformans* Z. (Fig. 30) bildet Schwärmer, welche in die betreffenden Algenzellen eindringen, sich hier zu grossen Amoeben entwickelnd, die den Inhalt der Zellen aufzehren und schliesslich das Lumen derselben ganz ausfüllen (Fig. 30, I B). Der Plasmakörper dieser Amoeben bildet sich zu einem Sorus von Schwärmern um (II). Am Ende der Entwicklung aber gestaltet sich das Plasma der Amoebe zu einer einzigen freien Dauerspore (IV s). Sorusbildung und Bildung einzähliger freier Fortpflanzungszellen kann demnach bei demselben Mycetozoum stattfinden. Ein weiteres Beispiel von Sorusbildung tritt uns bei *Plasmodiophora Brassicae* WORONIN[1]) und bei *Tetramyxa parasitica* GÖBEL[2]) entgegen. Hier wie dort ist es wohl ohne Zweifel der Plasmodienzustand, welcher Sori und zwar von Sporen erzeugt. Sie liegen dort zu Hunderten bei einander, die Sori ahmen die Gestalt der Wirthszellen (Zellen der *Brassica*-Wurzeln) nach.

Bestimmt geformte und zwar Keulen, Spindeln, Warzen etc. von etwa 1—3 Millim. Höhe darstellende Sori (Fig. 31, I II) zeigt die Mist bewohnende

---

[1]) *Plasmodiophora Brassicae,* in PRINGSH. Jahrb. Bd. XI.

[2]) Flora 1884: Ueber *Tetramyxa parasitica.*



(B. 476.) Fig. 30.

Aphelidium deformans ZOPF. I Stück eines Thallus von *Coleochaete soluta* (?) A eine junge Galle mit der bei a angedeuteten jungen Amoebe, b normale Coleochaetenzellen. B eine entwickelte Galle. Die Membran der Zelle ist dick, an einer Stelle gefaltet. Das Innere ist ganz ausgefüllt von dem Parasitenplasma, die dunkeln, z. Th. in Vacuolen liegenden Klümpchen und Körner sind Chlorophyllreste. II Stück eines Coleochaeten-Thallus mit einer entwickelten Galle. Das Parasitenplasma hat sich in eine grosse Anzahl von kugeligen Schwärmern zerklüftet. III Eine eigenthümlich unregelmässige Galle, aus der die Schwärmer ausgeschlüpft sind. n Nahrungsballen. IV Stück eines Coleochaeten-Thallus mit einer nicht stark entwickelten Galle, welche im Innern die Dauerspore des Parasiten und daneben Nahrungsreste zeigt. (Alle Figuren ca. 450fach vergr.)

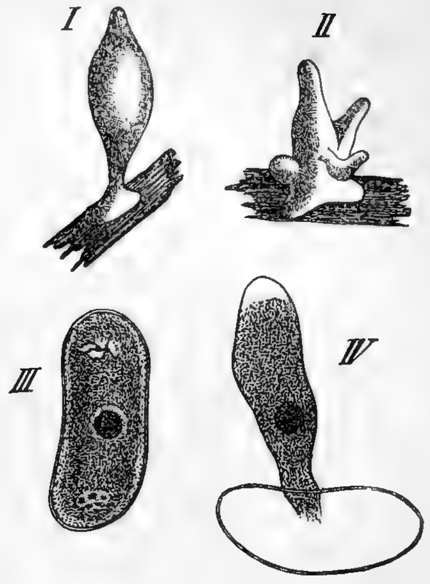


Fig. 31. (B. 477.)

Copromyxa protea FAYOD. I Ein einfacher Sorus von Spindelform. II Ein verzweigter, resp. ausgesprochen — warzig configurirter Sorus. (Beide Fig. schwach vergr.) III Einzelne Spore aus einem solchen Sorus, von Bohnenform und mit deutlichem Kern (1000fach). IV Keimung der Spore; aus der äquatorial gelegenen Oeffnung tritt eben die Amoebe heraus, die charakteristische Limaxgestalt zeigend (1000fach). — Alle Fig. nach FAYOD.

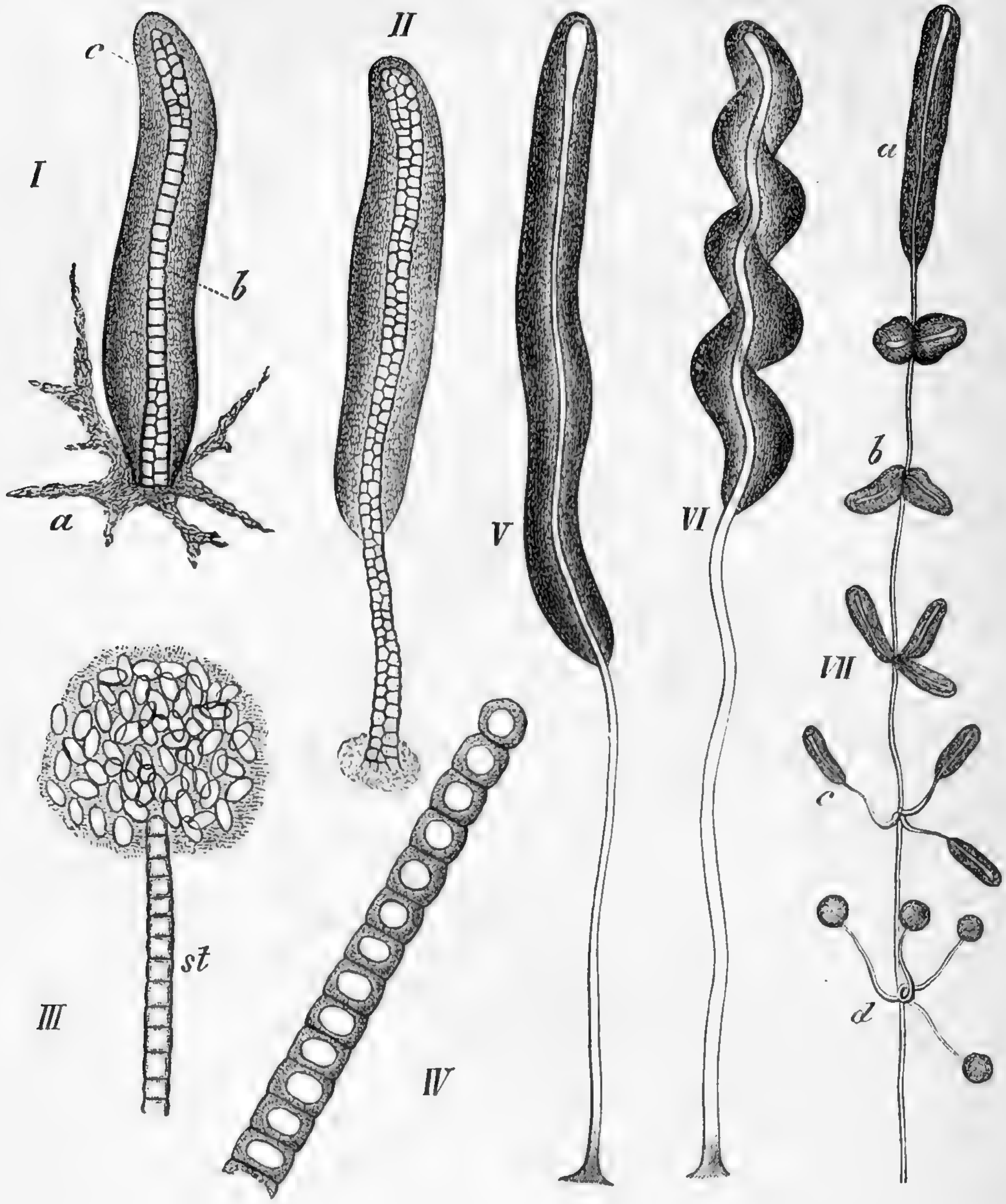
Copromyxa protea FAYOD.[1]) Sie entstehen in der Weise, dass die Amoeben sich in grosser Anzahl, doch ohne eigentliche Pseudoplasmodien zu bilden, zusammenlagern und nun sofort durch Abrundung und Membranbildung zu Sporen werden.

In höherer Ausbildung tritt uns die Sorusbildung bei *Guttulina* und insbesondere bei den dictyostelienartigen Mycetozoen: *Dictyostelium, Acrasis, Polysphondylium* entgegen, insofern hier eine ausgeprägte Stielbildung hinzutritt.[2]) Nach BREFELD, der diese Objecte am gründlichsten studirte, verläuft die Entwicklung des ganzen Fructifications-Apparates in folgender Art:

Wie wir sahen, bilden die Dictyosteliaceen Pseudoplasmodien, in denen die Amoeben nur dicht zusammengelagert (Fig. 4) nicht aber verschmolzen sind und sich daher durch Druck leicht von einander isoliren lassen. Auch zur Zeit des Beginnes der Fruchtbildung und später bleiben sie getrennt. Sie häufen sich jetzt zu einem etwa konischen Klumpen an, der senkrecht zum Substrat sich erhebt (Fig 32, I). Eine Anzahl dieser Amoeben und zwar diejenigen, welche etwa

[1]) Zur Kenntniss niederer Myxomyceten. Bot. Zeit. 1883.

[2]) Siehe BREFELD, *Dictyostelium mucoroïdes.* Senkenberg. Ges. 1870. — *Polysphondylium violaceum* in Schimmelpilze, Heft VI. — VAN TIEGHEM, Sur quelques Myxomycètes à plasmode agrégé. Bull. Soc. bot. de France 1880.



(B. 478.) Fig. 32.

Polysphondylium violaceum BREFELD. Entwicklung der Fructification (nach BREFELD). I Kleine Sorusanlage; bei a noch Theile des Plasmodiums, b Stielanlage, c Masse der Amoeben (120fach). II Eine kleine Sorusanlage weiter entwickelt, die Amoebenmasse beginnt an dem verlängerten Stiel in die Höhe zu kriechen (120fach). III Am oberen Ende des Stieles st ist der Amoebenhaufe bereits zu einem Sorus von Sporen umgebildet (500fach.) IV Stück eines Stieles. Die mit grosser Vacuole versehenen Amoeben sind in einer Reihe gelagert und haben sich bereits mit Membran umgeben (500fach). V Junge Anlage eines später sich verzweigenden Fruchtapparates. Die Masse der Amoeben überzieht den Stiel auf weite Strecken (40fach). VI Dieselbe Anlage etwas später. Die secundären Anlagen beginnen sich bereits in Form von hügeligen Anhäufungen der Amoebenmasse bemerkbar zu machen (40fach). VII Weiterer Zustand. Die Anhäufungen sind im unteren Theile bei d bereits zu secundären gestielten Soris ausgebildet, weiter nach oben hin in verschiedenen Stadien der Ausbildung begriffen (25fach).

axile Lagerung in jenem Kegel haben (Fig. 32, b), nehmen Wasser auf, erhalten in Folge dessen eine sich allmählich vergrössernde Vacuole (Fig. 32, IV) und nehmen hierdurch an Volumen gegen die Masse der übrigen Amoeben zu. Gleichzeitig lagern sie sich in ein oder mehreren Reihen dicht aneinander, dass sie einen axilen Strang (I b) bilden. An seinem oberen Ende wächst derselbe dadurch, dass sich noch andere, gleichfalls vacuolig werdende Amoeben anlagern. Schliesslich scheiden alle diese Strangamoeben eine zarte Haut ab und nehmen infolge ihrer dichten Zusammenlagerung cylindrische oder polyedrische Gestalt an. In dem

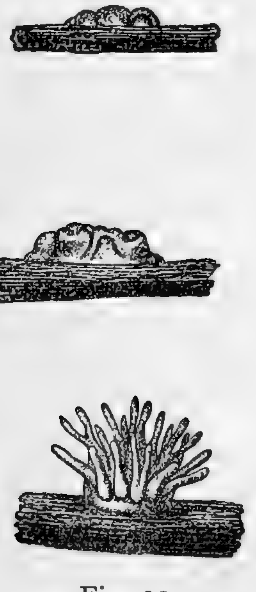
Masse als der axile Strang sich verlängert, wandern die übrigen Amoeben an ihm hinauf (Fig. 32, II) und bilden schliesslich an seiner Spitze einen kugeligen Haufen (Fig. 32, III). Jede dieser Amoeben wird nun zu einer Spore. Auf diese Weise entsteht also ein von einem Stiel (III st) getragener Sporen-Sorus.

Während die Sorus-Fructification von *Dictyostelium* in stets nur einfacher, unverzweigter Form erscheint, kommen bei *Polysphondylium* Combinationen von gestielten Soris nach Art von meist wirteligen Verzweigungssystemen (Fig. 32, VII) vor. Sie entstehen in folgender Weise: Die den oberen Theil des Stieles umhüllende Amoebenmasse (Fig. 32, II, V) häuft sich an einigen oder vielen Punkten des Stieles allmählich zu Hügeln (Fig. 32, VI) an, die häufig Wirtelstellung zeigen und bald kegelige Form annehmen (Fig. 32, VII b). Jeder Kegel bildet sich nun in derselben Weise zum gestielten Sorus aus, wie sie eben charakterisirt worden ist. Der ganze resultirende Fruchtstand erlangt daher grosse Aehnlichkeit mit dem gewisser Schimmelpilze (z. B. *Verticillium*).

Gegenüber den Sporocysten repräsentirt die Sorusbildung offenbar eine niederere Stufe der Fructification.

D. Fructification in Conidien.

Durch Famintzin's und Woronin's Untersuchungen[1]) sind zwei höhere Mycetozoen näher bekannt geworden, welche ihre Sporen weder in Sporocysten



(B. 479.) Fig. 33.
Ceratium hydnoïdes. Formung der auf die Oberfläche eines Holzstücks getretenen Plasmodien zu den Sporenträgern (etwa 3fach), Entwicklungsfolge nach den Buchstaben a—c; c fertiger Zustand. (Nach Famintzin und Woronin; aus de Bary's Morphologie und Biologie der Pilze).

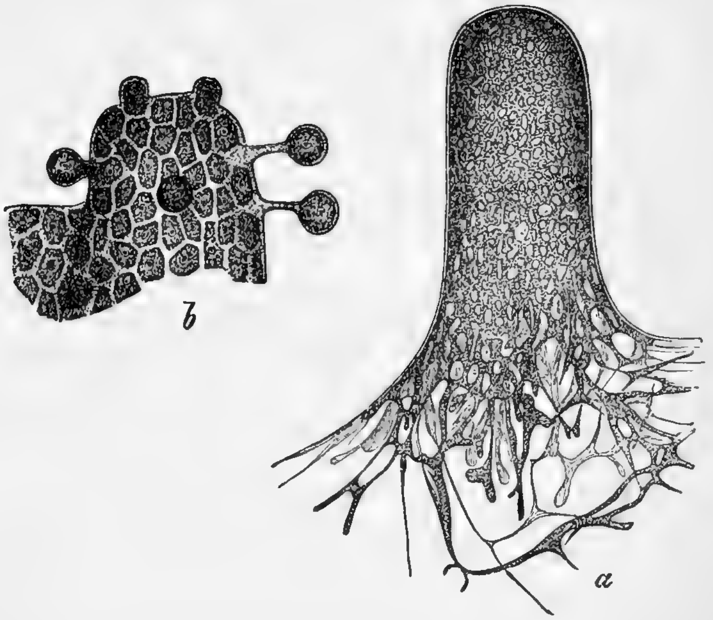


Fig. 34. (B. 480.)
a *Ceratium hydnoïdes.* Stück eines in Formung begriffenen Sporenträgers; die Plasmodienzweige beginnen im oberen Theile schon ihre Anordnung zu der engmaschigen peripherischen Plasmaschicht (etwa 68fach). b *Ceratium porioïdes* Stück vom Rande eines im Beginn der Sporenbildung begriffenen Sporenträgers, rechts zwei junge Sporen auf ihren Stielen (120fach). (Nach Famintzin und Woronin; aus de Bary's Morphol. und Biol. der Pilze).

noch in Form freier Sori erzeugen, sondern dieselben in etwa ähnlicher Weise wie echte, conidienbildende Pilze an der Spitze von sterigmenartigen Gebilden abschnüren: *Ceratium hydnoïdes* und *porioides.*

Der höchst eigenthümliche Vorgang charakterisirt sich für die erstere Art nach den genannten Autoren wie folgt: Die Plasmodiummasse bildet unmittelbar

[1]) Ueber zwei neue Formen von Schleimpilzen. Mém. de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg sér 7. tom XX. 1873.

vor Beginn der Fructification kleine stecknadelkopfgrosse, unregelmässige Polster, (Fig. 33, a) an denen man deutlich eine hyaloplasmatische Grundsubstanz und die Körnchensubstanz unterscheidet, erstere ist unbeweglich, letztere zu Strängen, die ein unregelmässiges Maschennetz bilden, angeordnet und in fortwährender Bewegung begriffen. Allmählich macht sich an diesem Körnchenplasma das Bestreben geltend, sich in der oberen Region des Polsters an verschiedenen Punkten anzuhäufen. So entstehen kleine Höckerchen (Fig. 33, b), die nach mehreren Stunden zu den bekannten säulchenförmigen Fruchtträgern heranwachsen (Fig. 33, c). Das Hyaloplasma der Säulchen ist zunächst von den Körnchenplasma-Strängen nach allen Richtungen durchsetzt, sehr bald aber wandern dieselben in den peripherischen Theil des Säulchens hinein und bilden eine engmaschige Schicht, die nach aussen hin nur von einer dünnen Hyaloplasmaschicht bedeckt wird (Fig. 34, a). Schliesslich zerfällt jene Plasmaschicht simultan in eine Unsumme von kleinen Plasmaportionen, die dicht neben einander gelagert die Gestalt polygonaler Platten und je einen Kern zeigen (Fig. 34, b). Aus jedem dieser Segmente geht eine Spore hervor in folgender Weise. Das Plasma-Segment wölbt sich nach aussen vor, die dünne Hülle des Hyaloplasmas vor sich herstülpend, und wächst zu einem erst cylindrischen, dann keuligen Körper heran. In dem Maasse, als der Stiel sich verlängert und verschmälert, vergrössert sich das kopfförmige Ende und nimmt alles Plasma des ersteren auf (Fig. 34, b). Sehr bald grenzt sich das kugelige Ende durch eine Haut gegen den entleerten Stiel ab, erhält selbst eine Membran und wird zur kugeligen, dann ellipsoïdischen, später abfallenden Spore. Die Hyaloplasma-Haut des Polsters und der Säulchen ist schon lange vorher erstarrt und bildet ein Hohlgerüst, auf welchem die Sporenstiele (Sterigmen) stehen.

Abschnitt II.

Physiologie.

I. Bestandtheile des Mycetozoenkörpers.

Die Mycetozoen sind in Folge ihres Chlorophyllmangels, wie wir sahen, nicht im Stande, sich selbst den Bedarf an organischer Substanz zu verschaffen, mithin auf vorgebildete organische Materie angewiesen.

Die Frage, welche stickstoff- und welche kohlenstoffhaltigen Körper es denn sind, von denen die Mycetozoen sich nähren können, kann zur Zeit noch gar keine Beantwortung erfahren, da Ernährungsversuche mit bestimmt zusammengesetzten Nährlösungen noch nicht vorliegen[1]).

Aber selbst auch bezüglich der Frage, welche Bestandtheile der Mycetozoenkörper enthält, liegen nur erst wenige Untersuchungen vor, die sich fast ausschliesslich auf die Plasmodien und Sporen von *Fuligo varians* (*Aethalium septicum*) beziehen und insbesondere von Reinke und Rodewald[2]) herrühren. Als Grundstoffe solcher Plasmodien fanden Reinke und Rodewald Kohlenstoff, Wasser-

[1]) Mit Ausnahme eines Falles: Brefeld (l. c.) hat *Dictyostelium mucoroides* in Hippursäure-Lösung und in einer Lösung des Kalisalzes der Harnsäure mit Erfolg cultivirt.

[2]) Reinke und Rodewald, Studien über das Protoplasma (Unters. aus dem bot. Labor. zu Göttingen. 1881, Heft II). — Braconnot, Recherches analytiques sur la nature des Champignons. Ann. de chimie, Bd. 80. de Bary, Mycetozoen.

stoff, Stickstoff, Sauerstoff, Chlor, Schwefel, Phosphor, Natrium, Kalium, Magnesium, Calcium und Eisen.

Das lebende Plasma der Plasmodien besitzt, wie schon HOFMEISTER[1]) zeigte, einen hohen Wassergehalt, nach REINKE und RODEWALD 71,6 %.

Die Hauptmasse lufttrocknen Plasmas besteht zu einem wesentlichen Theile (etwa 27 %) aus dem, was REINKE und RODEWALD Plastin nennen, einem den Eiweisstoffen nahe stehenden, aber unlöslichen Körper, der den grösseren Theil der »Gerüstsubstanz« des Plasmas bildet und noch näherer Untersuchung bedarf. Von anderen Proteinstoffen fanden REINKE und RODEWALD Vitellin und Myosin Ein von KÜHNE[2]) entdeckter Bestandtheil ist das Glycogen. Es ist ziemlich reichlich im *Fuligo*-Plasmodium vorhanden (nach R.'s Schätzung zu etwa 5 %) und identisch mit dem Glycogen der Leber und des Fötus höherer Thiere. Aus dem wässrigen Extracte der Plasmodien, sowie aus dem mit Wasser oder verdünnten Alkohol gewonnenen Sporenauszuge krystallisirte Asparagin aus. Es scheint in den Sporen in grösserer Menge vorhanden zu sein, als in den Plasmodien. Schon vor REINKE und RODEWALD wies KRUKENBERG[3]) in den *Fuligo*-Plasmodien Pepsin nach. Bezüglich der übrigen bisher bekannt gewordenen Stoffe sei auf beistehende Uebersicht verwiesen.

Ueber meinen Nachweis von Paramylum in den Amoeben und Zoocysten von *Leptophrys vorax* CIENK. habe ich bereits im morphologischen Theile berichtet.[4]) Für den Plasmakörper der höheren Mycetozoen ward dieser Stoff seither nicht nachgewiesen.

Annähernde Zusammensetzung des lufttrocknen Plasmas von
Fuligo varians (Aethalium septicum).[5])

Wasser	4,80
Pepsin und Myosin	1,00
Vitellin	5,00
Plastin	27,40
Guanin, Xanthin, Sarkin zusammen	0,01
Ammoniumcarbonat	0,10
Asparagin und andere amidartige Substanzen	1,00
Peptone und Peptonoïd	4,00
Lecithin	0,20
Glycogen	4,73
Aethaliumzucker	3,00
Calciumverbindungen der höheren fetten Säuren	5,33
Calciumformiat, Calciumacetat zusammen	0,42
Calciumcarbonat	27,70
Chlornatrium NaCl	0,10

1) HOFMEISTER, Lehre von der Pflanzenzelle.
2) KÜHNE, Lehrbuch der physiol. Chem. Leipzig 1868, pag. 334.
3) KRUKENBERG, Unters. aus d. phys. Inst. d. Univ. Heidelberg. Bd. II (1878), pag. 273.
4) pag. 17.
5) Nach REINKE und RODEWALD l. c., pag. 54. Diese Uebersicht beansprucht nach den Autoren nur den Werth einer Abschätzungstabelle.

Bikaliumphosphat PO_4K_2H	1,21
Eisenphosphat PO_4Fe (?)	0,07
Magnesiumammoniumphosphat PO_4NH_4Mg	1,44
Tricalciumphosphat $P_2O_8Ca_3$	0,91
Calciumoxalat	0,10
Cholesterin	1,40
Fettsäuren im Aetherextract	4,00
Harz	1,00
Glycerin, Farbstoff u. a.	0,18
Unbestimmte Substanzen	5,00
	100,00

Kalkaufnahme und Ablagerung[1]).

Es ist eine seit den Untersuchungen BRACONNOT's an *Fuligo varians* und DE BARY's an vielen anderen Mycetozoen bekannte Thatsache, dass manche Mycetozoen (in mehr oder minder grossen Quantitäten) Kalk führen und also auch aufnehmen. Dieser Stoff tritt vorwiegend in Form des Carbonates und daneben (bei *Fuligo)* nach REINKE und RODEWALD in Gestalt von Calciumformiat, Calciumacetat und Calciumverbindungen der höheren fetten Säuren auf; allein im Plasmakörper gewisser, den Vampyrellen nahe stehenden Monadinen kommt, wie ich bereits auf pag. 17 andeutete, auch ziemlich reichlich Kalkoxalat vor. Als kalkführend sind seit DE BARY und ROSTAFINSKI bekannt die Familien der Cienkowskiaceen, Physaraceen, Didymiaceen und Spumariaceen. Hier tritt der kohlensaure Kalk so reichlich und in so charakteristischer Art der Ablagerung auf, dass ROSTAFINSKI jene Familien, und mit Recht, unter dem Namen der Calcariaceen[2]) (Kalkfrüchtler) zusammenfasste. Als besonders kalkreich ist seit BRACONNOT *Fuligo varians* bekannt, deren Plasmodien nach REINKE und RODEWALD etwa 27 % enthalten. Die Repräsentanten der übrigen *Eumycetozoa* scheinen kalklos zu sein, wenigstens hat man in den Früchten bisher keinen kohlensauren Kalk nachgewiesen. Ob etwa die Plasmodien ihn dennoch, vielleicht auch nur in geringen Mengen führen, bleibt noch zu ermitteln. Uebrigens habe ich bei *Perichaena corticalis* BATSCH den Kalk in der Sporocystenhaut nicht vermisst. Mit Ausnahme der oben erwähnten Fälle sind Vorkommnisse dieses Stoffes noch bei keinem niederen Mycetozoum constatirt worden.

Von vegetativen Zuständen sind es keineswegs bloss die Plasmodien, welche Kalk führen können, man findet ihn vielmehr auch in den Amoeben, ja bisweilen selbst im Schwärmerplasma. Soweit bekannt, ist in den vegetativen Stadien der höheren Mycetozoen immer nur die Körnerform vorhanden; bei den oben erwähnten Monadinen indessen fand ich Kalkoxalat auch in den Amoeben in Krystallen vor (Fig. 35, E.).

Auf ihren Wanderungen scheiden die Plasmodien mancher Mycetozoen Kalk ab, wie ich das z. B. bei einer Didymiacee beobachtete. Hier krystallisirte der Kalk dann in schönen Drusen aus.

Die Hauptabscheidung aber erfolgt erst beim Eintritt der Fructification, d. h. vor der Sporenbildung. Doch machen die oben erwähnten Monadinen eine Ausnahme von dieser sonst allgemein herrschenden Regel,

[1]) Literatur: BRACONNOT, Recherches analytiques sur la nature des champignons. Annales de chimie, Bd. 80 (1811). — DE BARY, Mycetozoen. — ROSTAFINSKI, Monographie der Schleimpilze. — REINKE und RODEWALD, Studien über das Protoplasma.

[2]) Nicht Calcareen, wie ROSTAFINSKI den Namen gebildet hat.

denn hier findet man die Krystalle von oxalsaurem Kalk mit in das Sporenplasma eingeschlossen (Fig. 35, F).

Was die Ablagerungsorte anlangt, so können als solche benutzt werden: 1. die Hülle der Sporenfrucht, 2. die Capillitien, 3. Stiel und Columella, 4. der Hypothallus.

Der Hülle, mag diese nun eine blosse Membran oder eine Rinde darstellen, kann der kohlensaure Kalk bald eingelagert, bald aufgelagert, bald (von innen) angelagert werden. Die beiden ersten Formen finden sich z. B. bei *Chondrioderma difforme* PERS., wo die äussere Haut durch Auflagerung von massenhaften runden oder krystallinischen Kalktheilchen förmlich incrustirt ist und ausserdem solche noch innerhalb dieser Membran enthält, während die secundäre Haut ganz oder fast kalkfrei bleibt. Die beiden letzten Formen (Ein- und Anlagerung) zeigt nach DE BARY *Physarum leucophaeum* FR.

Ausschliesslich in Form von Auflagerungen tritt der Kalk auf bei *Spumaria*, wo er morgensternförmige Drusen, untermischt mit einzelnen runden Körnern bildet, ferner bei manchen Didymien *(D. farinaceum* SCHRAD., *microcarpon* FR., *squamulosum* A. u. S.), wo er gleichfalls in Krystallen (Drusen oder Einzelkrystallen) (Fig. 35, B C) vorkommt. Ausschliesslich in Form von Einlagerungen trifft man ihn bei *Perichaena corticalis* BATSCH. Bei *Craterium vulgare* besteht der kelchförmige Theil der Cyste (Fig. 14, III) aus einer doppelten Hautlage, nur die innere führt

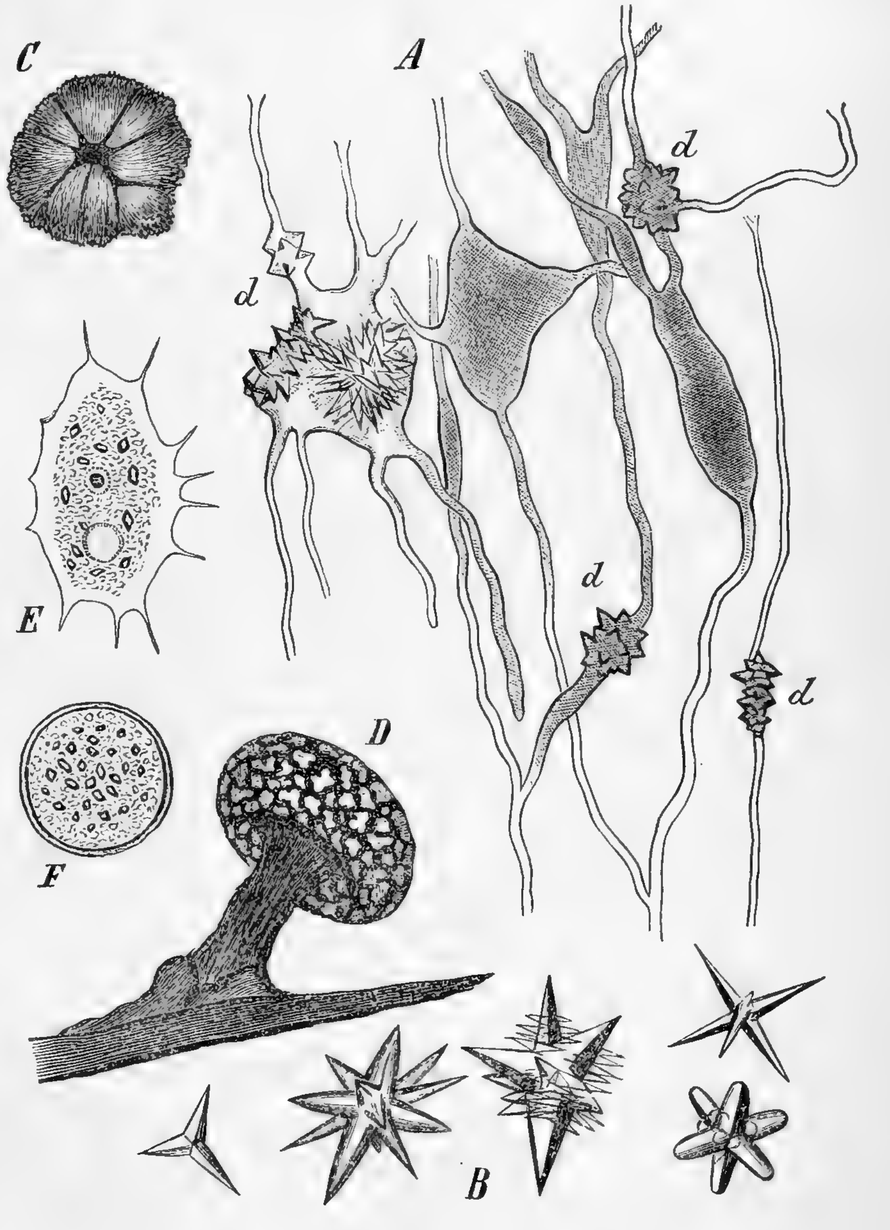


Fig. 35. (B. 481.)

A 540 fach. Capillitiumstränge von *Didymium farinaceum* SCHRAD., in den Erweiterungen theilweis Drusen von kohlensaurem Kalk. B Ebensolche Drusen derselben Species von der Aussenfläche der Wandung, 900 fach. C Druse von der Aussenwand des *Didymium squamulosum* FR. von rundlicher Form. 900 fach. D Sporocyste von *Lepidoderma tigrinum* SCHRAD. mit unregelmässigen Kalkschilderchen auf der Fruchtwand (nach DE BARY). E Amoebe, F Spore von *Vampyrellidium pallidum* Z. im Inhalte Krystalle von Kalkoxalat zeigend.

Kalkkörnchen und zwar als Einlagerungen, wogegen der Deckel ein- und aufgelagerte Kalkkörner aufweist.

In der Regel sind die Auflagerungen so gleichmässig und dicht, dass es zur Bildung einer geschlossenen Kruste kommt. So bei vielen Didymiaceen und Physaraceen. Eine bemerkenswerthe Ausnahme finden wir bei *Lepidoderma.* Hier bilden sich dichte Kalkgruppen, welche die Form von Schilderchen oder Schüppchen mit polygonalem oder auch ziemlich unregelmässigem Umrisse haben (Fig. 35, D), überdies durch Interstitien von einander getrennt sind.

Wenn auch die Kalkmassen zunächst nur die Bedeutung eines Excrets haben, so möchten sie doch, namentlich da, wo sie in Form von zusammenhängenden, oft dicken Krusten auftreten, gleichzeitig als eine Verstärkung der Membran und somit als ein Schutzmittel der Frucht dienen, sei es gegen die Angriffe kleiner Thiere, die den Sporen gern nachstellen, sei es gegen den Wechsel der Temperatur oder gegen Benetzung der Sporen durch Regen oder Thau.

Als Einschlüsse der Capillitiumstränge kommt kohlensaurer Kalk bei den meisten Calcariaceen vor. Eine Ausnahme machen die Spumariaceen (*Spumaria, Diachea*) und manche Didymiaceen (*Lepidoderma-*, *Chondrioderma-*Arten). Die Einschlüsse der Physaraceen-Capillitien sind stets in Form von eckigen Körnern vorhanden und bilden dichte Zusammenlagerungen in den verbreiterten und verdickten Maschenknoten (Fig. 14, II), die Einschlüsse der Didymiaceen sind in der Regel Krystalle oder Krystalldrusen (Fig. 35, A d). Wir müssen uns vorstellen, dass das die Capillitien bildende Gerüstplasma als zunächst weiche Masse die aus dem zur Sporenbildung bestimmten Plasma abgeschiedenen Kalktheile umschliesst, um später erst zu erstarren. Nach dieser Auffassung wird es auch erklärlich, warum die Capillitienstränge den Formen der Kalkmassen im Ganzen deutlich angepasst sind (Fig. 35, A). Auch in Stiel, Columella (Fig. 11, IV, 12, B) und Hypothallus (Fig. 11, III u. IV) wird bei vielen Physaraceen Kalk eingelagert, wodurch diese Theile eine grössere Festigkeit erlangen.

Kieselsäure.

Für die Thatsache, dass die vegetativen Zustände von Mycetozoen Kieselsäure aufnehmen können, kam bisher nur ein einziger Fall zur Kenntniss, der von HÄCKEL[1]) beobachtet wurde. Sein *Myxastrum radians* weist nämlich Sporen auf, welche diesen Stoff reichlich in ihrer Membran enthalten.

Pigmentbildung.

Der überwiegenden Mehrzahl niederer wie höherer Mycetozoen kommt die Fähigkeit zu, aus einem Theile der aufgenommenen Nahrung Pigmente zu bilden, und zwar im Allgemeinen in allen Entwicklungsstadien; doch sind die jüngsten Stufen (Schwärmer, Amoeben) in der Regel noch nicht tingirt. Die Farbstoffe treten durchweg, wie es scheint, in gelöster Form in den vegetativen und fructificativen Zuständen auf, sind aber bisweilen an besondere organische Theile, die dann in Körnchenform auftreten, gebunden. Letzteres ist z. B. bei den Cribrariaceen der Fall.

Gelbe Farbstoffe. Leuchtend gummiguttgelb erscheinen die Plasmodien und die Rindenschichten der Fruchtkörper bei *Fuligo varians* (= *Aethalium septi-*

[1]) Studien über Moneren.

cum); die Plasmodien und jungen Fruchtkörper von *Leocarpus fragilis;* die Plasmodien von *Physarum virescens;* die Kalkkruste der Sporocysten und die Kalkmassen in den Capillitiumfasern von *Tilmadoche mutabilis* ROST. Schön schwefel- bis goldgelb sind Sporen und Capillitien von *Trichia chrysosperma, Perichaena corticalis* BATSCH, Sporen und Capillitien von *Cornuvia serpula;* Terra Siennagelb die Plasmodien und Fruchtkörper von *Ceratium porioïdes.*

Rothe Farbstoffe. Fleischfarben bis rosenroth oder ziegelroth sind die Plasmodien und jungen Fruchtkörper von *Lycogala epidendrum;* schön mennigroth die Plasmodien und jungen Sporocysten von *Trichia fallax;* rothbraun die Capillitien von *Hemiarcyria rubiformis;* rosen- bis purpurroth die Capillitien einiger *Arcyria*-Arten. Die Amoeben, Zoocysten und Dauersporen von Vampyrellen und *Leptophrys* enthalten einen rosen-, ziegel- oder orangerothen Farbstoff, einen ähnlichen fand HÄCKEL in den Zuständen seiner *Protomyxa aurantiaca. Guttulina rosea* CIENK. und *Bursulla crystallina* SOROK. besitzen ein rosenröthliches Pigment etc.

Grüne Farbstoffe. Sie kommen nur sehr selten vor und finden sich z. B. in den Plasmodien von *Enteromyxa paludosa* CIENK., welche blaugrün erscheinen.

Braune und violette Farbstoffe. Blass nussbraun oder rothbraun sind die Sporenmassen der Lycogalen, Cribrarien und Dictydien, die Fruchtkörper von *Tubulina cylindrica* etc. Violettbraun bis schwarzbraun die Plasmodien der Cribrarieen *(Cribraria, Dictydium)* die jungen Sporocysten von *Dictydium cernuum,* die Sporenmassen von *Stemonitis fusca,* die der Calcariaceen etc., violett die Sori und Sorophoren (Stiele) von *Polysphondylium violaceum* BREFELD.

Bei den meisten Arten wechseln die Färbungen nach den successiven Entwickelungsstadien, wie sich am besten aus folgender Uebersicht ergiebt[1]).

* *Physarum virescens* DITM.	leuchtend gummiguttgelb.	erst gummiguttgelb, dann gelbgrün.
Cribraria macrocarpa SCHRAD.	schwarzblau (FRIES).	gelbbraun.
Cribraria argillacea PERS.	schwarz mit bleifarbigem Schimmer (FRIES).	lehmfarbig.
* *Amaurochaete atra* (A. u. S.)	weisslich.	erst weisslich, dann schwach rosa, schwächer dann stärker violett, endlich glänzend blauschwarz.
* *Comatricha Friesiana.*	weisslich.	erst weisslich, dann fleischfarbig, dann schmutzig rosenroth, später intensiv rothbraun bis violettbraun oder schwarz.
Stemonitis ferruginea EHR.	citronengelb (FRIES).	erst gelb, dann rostbräunlich oder cinnamom.
Stemonitis fusca ROTH.	weisslich.	dunkelbraun.
Arcyria punicea.	weisslich.	erst weisslich, dann hellziegelroth, dann dunkelziegelroth.
* *Dictydium cernuum* PERS.	schwarzblau.	erst schön veilchenblauen, dann rothbraunen Farbstoff enthaltend.
* *Trichia fallax* PERS.	leuchtend mennigroth.	erst leuchtend mennigroth, dann bräunlichgelb, endlich strohgelb.

Für diejenigen Arten, welche in den Jugendzuständen ungefärbt erscheinen, und erst in den älteren allmählich gefärbt werden, darf man vielleicht annehmen, dass schon in jenen Stadien ein Farbstofferzeuger (Chromogen) vorhanden ist,

[1]) Die mit * bezeichneten Angaben nach eigenen Beobachtungen.

aber erst durch einen allmählichen Oxydationsprocess Auftreten und Verstärkung der Pigmentirung hervorgerufen wird.

In Bezug auf den chemischen und physikalischen Charakter der Farbstoffe sind unsere Kenntnisse noch gering. Ueber das Pigment von *Fuligo varians* ist durch REINKE und RODEWALD[1]) Folgendes bekannt: der gelbe Farbstoff ist in Wasser, Alkohol und Aether löslich. Beim Verdunsten des Lösungsmittels bleibt er als amorphe orangegelbe Masse zurück, aus der wässrigen Lösung lässt er sich mit Aether ausschütteln. Auch in den Auszügen der Sporen ist der gelbe Farbstoff vorhanden. In ziemlich concentrirter alkoholischer Lösung absorbirt derselbe die ganze stärker brechbare Hälfte des Spectrums, etwa von der Wellenlänge 0,000520 an, ohne dass im übrigen Spectrum charakteristische Absorptionsmaxima hervortreten. Wenn in den jungen, noch aus Plasma bestehenden Fruchtkörpern die Bildung der Sporen beginnt, so werden an der Oberfläche der Fruchtkörper häufig grosse, farblose oder hellgelbliche Tropfen ausgeschieden, die beim Eindampfen und Erhitzen auf Platinblech einen organischen Rückstand und Asche hinterliessen. Diese Tropfen färbten sich an der Luft anfangs hell-, dann dunkel-purpurroth und hinterliessen beim Eintrocknen einen blauschwarzen Fleck. Unzweifelhaft wird hier in den Fruchtkörpern ein farbloses Chromogen gebildet, welches dann, vielleicht durch Oxydation, jenen blauschwarzen, in der Sporenmembran aufgespeicherten Farbstoff liefert, welcher durch kein Lösungsmittel sich daraus gewinnen lässt. Manche Pigmente, wie das von *Fuligo*-Plasmodien, bleichen im Licht aus (nach BARANETZKI und STAHL).

Den schmutzig braunvioletten Farbstoff, den ich in ganz jungen, noch vollkommen weichen stiellosen, glänzend violettschwarzen Sporocysten von *Dictydium cernuum* PERS. vorfand, und durch absoluten Alkohol extrahirte, verwandeln Säuren (Schwefelsäure, Salzsäure) in ein leuchtend mennigrothes Pigment, das durch Alkalien wiederum seine ursprüngliche Farbe annimmt.

Der ziegelrothe oder orangerothe bis gelbbräunliche Farbstoff, der das Vampyrellen-Plasma tingirt, ist offenbar durch die Verdauung chemisch verändertes, gelöstes Chlorophyll. An den Amoeben von *V. Spirogyrae* z. B. oder an *Leptophrys vorax* kann man häufig beobachten, wie die Amoeben zuerst vollkommen farblos, durch Chlorophyllaufnahme grün, dann grünroth und endlich ziegelroth werden.

Der blaugrüne Farbstoff im Plasmodium der *Enteromyxa paludosa* CIENK. ist gelöstes, von den aufgenommenen Phycochromaceen herstammendes Pycochrom.

Das gelbbraune Pigment in der secundären Haut der Sporocysten von *Diplophysalis Nitellarum*, sowie das orangerothe oder röthliche Pigment der verschiedenen Entwicklungsstadien von *Protomyxa aurantiaca*, sowie der Zoocysten mancher Pseudosporen hat gleichfalls die Bedeutung von gelöstem, durch die Verdauung veränderten Chlorophyll.

Beim Beginn der Fructification werden die Pigmente in der Regel aus dem Plasma abgeschieden. Eine Ausnahme machen insbesondere viele Monadinen, z. B. die Vampyrellen, *Protomyxa aurantiaca* HAECK. etc., sowie *Bursulla crystallina*, SOROK. Die abgeschiedenen Farbstoffe werden meist verwandt zur Tinction der häutigen Theile der Frucht, sei es der Fruchtwandungen, sei es der Sporenhäute, der Columellen oder der Capillitien, sowie zur Färbung abgeschiedener Kalkmassen. Beispiele hierfür finden sich in allen

[1]) Studien über das Protoplasma. Berlin 1881.

Gruppen der höheren Mycetozoen: so wird, um nur einen Fall anzuführen, der aus dem Plasma der *Trichia varia* abgesonderte gelbe Farbstoff zur Färbung der Sporenhaut, der Capillitiumröhren, der Sporocystenhaut und des Stieles verwandt.

Minder häufig findet sich der abgeschiedene Farbstoff in besonderen blasenförmigen, von erstarrtem Hyaloplasma umhüllten Vacuolen eingeschlossen. Solche »Excretblasen«, die nicht etwa »Zellen« darstellen (DE BARY nannte sie »Pigmentzellen«) finden sich nach DE BARY z. B. bei *Didymium complanatum* BATSCH (= *D. serpula* FR.) im Innern der Frucht, bei *Lycogala epidendrum* in der oberflächlichen Schicht der Rinde. Ich habe sie auch bei *Lycogala flavofuscum* sowohl zwischen den Capillitiumröhren des Fruchtinnern als in der Rinde angetroffen (Fig. 23, Ai B), dort als ziemlich grosse, hier als kleine kugelige Gebilde. Solche Blasen enthalten fast überall auch körnige Ausscheidungen, niemals einen Kern und Plasma.

In der Fruchtwand und den Capillitiumtheilen von Cribrariaceen z. B. von *Cr. pyriformis* SCHRAD. fand ich den braunen Farbstoff zum Theil gebunden an massenhaft auftretende, relativ grosse (etwa 2,5—3 mikr. messende) runde glänzende Körner. Es sind dies offenbar dieselben braunen Gebilde, die DE BARY für die Plasmodien dieser Familie erwähnt. Sie werden aus dem Sporenplasma ausgeschieden und den Capillitien, sowie z. Th. auch der Fruchtwand, ziemlich reichlich eingelagert.

II. Verhalten gegen physikalische Agentien.

1. Verhalten gegen Temperaturen.

Im Allgemeinen übt mässige Wärme günstige Wirkungen auf die Mycetozoen-Entwicklung aus, während Kälte die Entwicklungsfähigkeit herabmindert. Daher sieht man zur warmen Jahreszeit an feuchten Lokalitäten faulende Pflanzentheile sich schnell mit Mycetozoen-Zuständen bedecken, während sie zur Winterszeit nur spärlich zu finden sind. Mässige Wärme zeigt namentlich auf Sporenkeimung und Plasmodienbildung einen günstigen Einfluss.

Ausführlichere experimentelle Untersuchungen über die Wirkung verschiedener Temperaturen auf verschiedene Zustände der Mycetozoen und auf verschiedene Arten hat KÜHNE geliefert, zunächst bezüglich des Amoebenstadiums einiger niederer Formen. KÜHNE fand mittelst einfacher Methode[1]), dass gewisse Meeresamoeben schon bei 35° C. abgestorben waren, wenn die Erwärmung 1 Minute dauerte; Süsswasser-Amoeben wurden bei dieser Temperatur und Zeitdauer nicht getödtet, doch erfuhren die Bewegungen Verlangsamung und der Plasmakörper contrahirte sich in der Regel zur Kugel. Unter gewöhnliche Temperaturverhältnisse gebracht, erhielten sie ihr früheres Aussehen sammt der ursprünglichen Bewegungsfähigkeit wieder. Bei 15 Minuten langer Erwärmung auf 35° trat vollständige Gerinnung ein, die Bewegungen kehrten nicht wieder.

Erwärmung bei 40° eine Minute lang bewirkte meistens Coagulation und damit Abtödtung. Die Amoeben stellten nunmehr kugelförmige, scharf und doppelt

[1]) Das Protoplasma, Leipzig 1864, pag. 42; Er brachte in ein Probirglas soviel Wasser, dass dasselbe eine Thermometercuvette gerade bedeckte und hängte das Gläschen in ein grosses, im Sandbade erhitztes Wasserbad. Sodann liess er in das Probirglas einen kleinen von Amoeben erfüllten Tropfen fallen, als das Thermometer gerade 35° C. anzeigte und sog mit einer Pipette erst dann Wasser vom Boden des Glases heraus, bis das Thermometer nach dem Herausnehmen und Wiedereinsenken auf 35° gestiegen war. Durchschnittlich bedurfte es dazu einer Minute.

contourirte Blasen dar, welche einen grossen, trüben, im durchfallenden Lichte bräunlich aussehenden Klumpen einschlossen, der in der Regel mit einer Seite der Peripherie anlag. Der übrige Raum war mit einer durchsichtigen Flüssigkeit gefüllt, in welcher kleine Körnchen mit lebhafter Molecular-Bewegung umherwimmelten.

Erwärmung bei 45° eine Minute lang bewirkte Absterben sämmtlicher Amoeben; dieselben wurden in höckerige, durch und durch trübe, feste Klumpen umgewandelt, die schon bei der Uebertragung auf den Objektträger leicht zerbröckelten.

Auch über die Einwirkung niederer Temperaturen auf Amoeben hat Kühne Versuche angestellt:

Setzt man ein Schälchen mit amoebenhaltigem Schlamm mehrere Stunden in Eis, so findet man die Amoeben kurze Zeit darauf in der Form nicht verändert, allein die Bewegungen sind meistens ganz erloschen oder sehr träge. Während sich indessen der Objectträger wieder erwärmt, beschleunigen sich auch die Bewegungen und werden schliesslich wieder ganz normal. Ganz anders geht es dagegen den Amoeben, wenn man sie in Wassertropfen auf dem Objektträger rasch einfrieren lässt. K. legte die Glasplatten auf eine Kältemischung von Eis und Kochsalz, nahm sie herunter, wenn der Tropfen fest gefroren war und beobachtete die Amoeben vom Momente des Aufthauens an ohne Deckgläschen. Die Amoeben zeigten jetzt noch ihre gewöhnliche, unregelmässige Gestalt, die Bewegung trat aber selbst nach 12 Stunden nicht wieder ein. Sie waren sämmtlich mit sehr viel schärferen Contouren als gewöhnlich, stellenweise sogar mit doppelten versehen, der im Leben nicht immer sichtbare Kern erschien in allen ungemein deutlich, und das Innere war erfüllt von einer Anzahl unregelmässiger trüber Klumpen, welche Nahrungsreste einschlossen und sonst nur Körnchen ohne Molecularbewegung enthielten. Ein anderer Theil des Inhalts war dagegen ganz klar und hier tanzten feine Körnchen in lebhafter Molecularbewegung. Nach 24 Stunden zeigten sich die so veränderten Amoeben stark geschrumpft und zerfielen sehr leicht zu Bröckchen.

Brass[1]) untersuchte gleichfalls die Einwirkung verschiedener Temperaturen auf Amoeben gewisser Monadinen und kam zu folgenden Ergebnissen:

»Höhere Temperaturen, bis zu 25° R., werden gut ertragen. Sinkt die Temperatur langsam bis auf ungefähr 5° R., so werden zwischen 10° und 5° die Bewegungen etwas verlangsamt; sie nehmen aber sofort wieder an Energie zu, wenn ein Steigen der Temperatur stattfindet. Bei Temperaturen zwischen 5° und 2° R. stellen viele Amoeben ihre Bewegungen langsam ein, ohne sich wesentlich zu verändern; lässt man aber die Temperatur bis nahe zum Gefrierpunkt des Wassers sinken und erhält man diese Temperatur einige Stunden lang, so erfährt der Amoebenkörper mehrere charakteristische Veränderungen. Nach drei Stunden hatten sich die freien Amoeben alle in den Schlamm verkrochen; der Körper erschien abgerundet, die Schichten desselben waren kugelig oder stellten ziemlich regelmässige Teile einer Kugel dar. Central lag der Kern, um ihn herum das helle Ernährungsplasma; an einem Pole fand sich in den meisten Fällen eine nicht contractile Vacuole. Das körnige »Nahrungsplasma« lag in Form eines Kugelabschnittes um diese Vacuole herum, das homogene Bewegungsplasma bildete den übrigen Theil der Kugel. Dauerte die niedere Temperatur noch länger, so erfolgte ein Abstossen des Bewegungsplasmas, es schnürte sich ein

[1]) Brass, Biologische Studien. Theil I, Heft I. pag. 67.

und bildete 2 oder 3 (selten mehr) verschieden grosse, helle Kugeln, welche noch eine Zeit lang mit den gleichfalls abgerundeten sonstigen Plasmaschichten im Zusammenhang blieben, dann sich loslösten und im Wasser herumschwammen.

Auch über das Verhalten der Plasmodien gegen verschiedene Temperaturen stellte KÜHNE experimentelle Untersuchungen an.

So fand er unter Benutzung eines geeigneten Apparates[1]) dass z. B. Plasmodien von *Didymium Serpula* = *(D. complanatum*, BATSCH), wenn sie nur 5 Minuten lang in den auf 30° erwärmten feuchten Raum gelegt wurden, ihre Bewegung aufgaben, die Plasmastränge sich in klumpige Massen mit vielen Hervorragungen verwandelten und die peripherischen flachen Ausbreitungen ganz verschwanden, sich ebenfalls in Klumpen umformend. Nach der Abkühlung erhielten sie indessen Bewegung und ursprüngliche Form wieder. Wurden dagegen die Plasmodien einer Temperatur von 35° ausgesetzt, so starben sie unter Coagulationserscheinungen ab.

Die Plasmodien von *Fuligo varians (Aethalium septicum)* vermögen nach KÜHNE etwas höhere Temperatur zu ertragen. Sie coagulirten erst bei 40° C. Plasmodien der eben genannten Art, die noch in voller Bewegung in einen mit Eis umgebenen engen Raum gebracht wurden, waren nach Ablauf einer Stunde bewegungslos. Ihre Ränder hatten sich sogar mit vielen Amoebenähnlichen Ausbuchtungen besetzt, die sich bei allmählichem Anwärmen als stark glänzende Kugeln abschnürten und unter Abstossung hyaliner Klumpen und vieler Körnchen zerplatzten. In dem hell gebliebenen Theile des Plasmodiums begann wieder die schönste Bewegung.

Lässt man Plasmodien von Didymien oder *Fuligo* auf einer Kältemischung einfrieren, so verlieren sie ihre Beweglichkeit gänzlich und sterben, wobei ihre äussere Gestalt erhalten bleibt.

STAHL[2]) studirte den Einfluss, den ungleiche Erwärmung verschiedener Theile eines und desselben Plasmodiums auf die Bewegungsrichtung desselben ausübt. Er stellte zwei gleich hohe grosse Bechergläser dicht neben einander, so dass die sich ausweitenden Ränder derselben einander berührten und sich in einer Ebene befanden. Beide Gläser wurden bis zum Rande angefüllt, das eine mit Wasser von 70° das andere von 30° Wärme. Ein *Fuligo*-Plasmodium, das auf einem wasserdurchströmten Papierstreifen sich lebhaft vorwärts bewegt hatte, wurde mit seiner vorderen Hälfte ins kühle, mit seinem anderen Theile ins warme Wasser getaucht. Der vorher prall erfüllte Vorderrand begann schon nach kurzer Zeit sich zu entleeren, während die in dem warmen Medium eingesenkten Aeste anschwollen und reiche Verzweigungen zu bilden anfingen. Ersatz des warmen Wassers durch kaltes und umgekehrt brachte nach einiger Zeit eine sichtbare Translokation des Plasmas zu Stande (Thermotropismus).

2. Verhalten gegen Elektricität.

Betreffs dieser Frage hat KÜHNE Untersuchungen angestellt, sowohl an Amoebenzuständen, als an Plasmodien. Sie führten zu dem wichtigen Resultat, dass beiderlei Entwicklungsstadien sich ebenso verhalten, wie die Muskelsubstanz, d. h. sie sind irritabel und contractil.

Der genannte Forscher experimentirte zunächst mit Süsswasser-Amoeben,

---

1) KÜHNE, Das Protoplasma, pag. 86.

2) Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884. pag. 173.

die er zu vielen in einem Tropfen zwischen zwei auf Glasplatten gekittete dünne Platinbleche brachte und nun eine Reihe mässiger Inductionsschläge durchgehen liess. Der Erfolg war, dass alle Amoeben sich zur Kugelform zusammenzogen. Kurz nachher begannen sie ihre Bewegungen wieder, um sich bei erneuerter Reizung wiederum sämmtlich in Kugeln zu verwandeln. Verstärkt man die Induktionsschläge, so platzen die Kugeln plötzlich und es schiesst aus jeder ein wurstförmiges Gerinnsel hervor, das fast immer den Kern mit sich führt. Reizt man Amoeben immer von Neuem, sobald sie Lust zeigen, sich wieder auszudehnen und wendet man dabei die Vorsicht an, nicht so weit zu gehen, dass ein Zerplatzen erfolgt, so hört schliesslich alle Bewegung auf, und man erhält eine bewegungslose Kugel, welche immer undurchsichtiger und trüber wird und endlich einen kugeligen geronnenen Klumpen darstellt.

Reizt man Amoeben, welche grössere Ingesta aufgenommen haben (z. B. Bacillarien) auch nur in schwacher Weise, bis sie Kugelgestalt angenommen, so stossen sie ihre Nahrung aus (ganz ähnlich wie bei der Sauerstoff-Entziehung).

Dass auch die Plasmodien reizbar und contractil sind, geht aus Folgendem hervor. Ein Plasmodium, das auf der Glasplatte erzogen wurde, hatte einen Ast mit der breiten peripherischen Ausbreitung zwischen die Platinbleche getrieben. Es wurde ein Zeitpunkt gewählt, wo die Bewegung in diesem Aste besonders lebhaft nach der Elektrodenlücke hin zu strömen begann, und nachdem der Kreis geschlossen worden war, wurden die Rollen des Apparats allmählich über einander geschoben. Noch ehe das Maximum der Stromesintensität erreicht war, kehrte die Strömung in dem Faden um, während sich die gewulsteten Ränder nach der flachen Ausbreitung zurückzogen und sich hier allmählich ausglichen. Nach Unterbrechung der Inductionsschläge kehrten die Körnchen alsbald wieder zurück und das Hin- und Zurückfliessen wiederholte sich wie vorher.

Dass das Plasma der Mycetozoen sich wie ein Muskel verhält, wurde ferner durch folgendes ingenieuse Experiment Kühne's[1]) erwiesen. Er füllte den Darm eines grossen Wasserkäfers *(Hydrophilus piceus)* mit einem Brei, der durch Anrühren von gepulverten, trocknen Plasmodien mit Wasser hergestellt wurde. Diese kleine Plasmawurst wurde quer über die Electroden gelegt und im feuchten Raume 24 Stunden liegen gelassen. Nach dieser Zeit war der Darm praller angefüllt. Als K. nun die Ströme des Inductionsapparates mit beinahe über einandergeschobenen Rollen nur einige Sekunden wirken liess, kontrahirte sich die Wurst gerade wie eine kolossale Muskelfaser, sodass sie an Dicke augenscheinlich zunahm, und das eine Ende von den Electroden herunterglitt. Durch Ziehen an den Enden des Schlauches wurde er wieder in die vorige Lage gebracht, und der Apparat wieder in Thätigkeit gesetzt. Jetzt musste ein stärkerer Strom in Anwendung kommen, um die Verkürzung erfolgen zu lassen, und diese betrug bei einer Länge des Schlauches vom 6. Mm., 2 Mm. Das Plasma war jetzt nicht mehr reizbar, weil bereits abgestorben.

3. Verhalten zum Licht.

Nach den bisher in dieser Richtung angestellten Versuchen und Beobachtungen lässt sich nicht verkennen, dass das Licht auf Bewegung und Entwicklung der vegetativen Zustände, von denen seither meist nur die Plasmodien Berücksichtigung fanden, einen gewissen Einfluss auszuüben vermag.

Auf die Plasmodien der bekanntlich in Gerberlohe lebenden *Fuligo varians*

[1]) Untersuchungen über das Protoplasma, pag. 30 ff. pag. 74 ff.

(Aethalium septicum) wirkt nach HOFMEISTER[1]) das Licht in folgender Weise ein: So lange jene Zustände noch jung und noch nicht zur Sporenbildung bereit sind, werden sie durch Licht von geringer Intensität an die Oberfläche der Gerberlohe gelockt[2]). Steigerung der Lichtintensität hat ein Sichzurückziehen der Plasmodien in das Substrat zur Folge. SACHS zeigte, dass *Fuligo*-Plasmodien, die im Dunkeln aus der Lohe hervorgekrochen sind, unter dem Einfluss des Lichtes sich wieder in dieselbe zurückziehen. Einseitige Beleuchtung mit diffusem oder mit Sonnenlicht bewirkt nach den Experimenten BARANETZKI's[3]), und STAHL's[4]), dass die Plasmodien sich von der Lichtquelle abwenden. Sie können dabei, wenn sie sich noch auf ihrem ursprünglichen Substrat (Lohe) befinden, in dasselbe zurückziehen, wie bereits HOFMEISTER beobachtete. Jenes Ergebniss wurde von BARANETZKI in der Weise gewonnen, dass er die auf horizontal ausgebreitetem feuchten Fliesspapier befindlichen Plasmodien einseitig durch parallel zur Papierfläche einfallendes Licht beleuchtete. In diffusem Licht trieben die Plasmodien nach $\frac{1}{2}$ Stunde, in Sonnenlicht bereits nach $\frac{1}{4}$ Stunde an der Schattenseite relativ ansehnlichere Pseudopodien, welche die Bewegung nach dieser Seite vermittelten.

Zu ähnlichen Resultaten gelangte SOROKIN[5]) an Plasmodien von *Dictydium ambiguum.* Er brachte Theile eines Plasmodiums, die lebhafte Körnchenbewegung zeigten, in den Dunkelschrank, wo sie unter sonst normalen Bedingungen bei 22° R. gehalten wurden. Nach Verlauf einer Stunde hörte die Bewegung der Körnchen auf. Ans Licht gebracht liess das Plasmodiumstück dieselbe nach 30 Minuten wieder deutlich wahrnehmen. S. fand ferner, dass die Plasmodienbewegung bei jenem Schleimpilz Abends (nach 9 Uhr) aufhörte und hält es für wahrscheinlich, dass auch bei anderen Mycetozoen die Plasmabewegung in der Nacht sistirt wird.

Die Bewegungen der Plasmodien werden besonders durch die stärker brechbaren Strahlen beeinflusst.

Nach BARANETZKI blasst die Färbung gewisser Plasmodien im Licht ab und wird im Dunkeln nicht regenerirt.

Ueber etwaige besondere Reizwirkungen des Lichtwechsels auf die Plasmodien fehlen noch Beobachtungen.

Auf die Ausbildung der Fructificationsorgane scheint das Licht keinen besonderen Einfluss auszuüben. Für *Dictyostelium mucoroïdes* und *Polysphondylium violaceum* wenigstens wurde von BREFELD[6]) durch das Experiment festgestellt, dass diese Organismen im Dunkeln eben so baldige und eben so üppige Fructification eingehen, wie im Licht. Ob andere Formen sich in gleicher Weise verhalten, bleibt noch zu untersuchen.

---

1) HOFMEISTER, Pflanzenzelle. pag. 20 ff. — Allgemeine Morphologie. 1868, pag. 625.

2) Es dürfte wohl die Frage zu erwägen sein, ob nicht in dem Sauerstoffbedürfniss der Plasmodien der wahre Grund für das Heraustreten aus dem Substrat zu suchen sei, zumal sie auch im Finstern aus der Oberfläche der Lohe hervortreten.

3) Mem. de la soc. d. sc. nat. de Cherbourg 1876.

4) Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884, pag. 167.

5) Grundzüge der Mycologie. pag. 466 ff. (JUST, Jahresbericht 1877). — Vergl. auch PFEFFER, Pflanzenphysiologie Bd. II., pag. 386. — SACHS, Lehrbuch der Botanik. 4. Auflage, pag. 721. — DETMER, System der Pflanzenphysiologie (SCHENK's, Handbuch Bd. II., pag. 73). — STRASSBURGER, Wirkung des Lichts auf Schwärmsporen, 1878.

6) *Dictyostelium mucoroïdes*, ein neuer Organismus aus der Verwandtschaft der Myxomyceten (Abhandl. d. Senkenberg. Gesellschaft Bd. VII). — Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der ycologie. Heft VI. Myxomyceten.

4. Verhalten zur Schwerkraft.

Nach der Auffassung HOFMEISTER's[1]) steht die Gestalt sowohl, als die Richtung der Bewegung bei den Plasmodien in einem Abhängigkeitsverhältnisse zur Schwerkraft. Zu einem gleichen Ergebniss gelangte ROSANOFF[2]), nach dessen mit Fehlerquellen behafteten Untersuchungen die Plasmodien negativen Geotropismus besitzen. Dagegen fand STRASSBURGER[3]), dass der Geotropismus auf die Bewegung der Plasmodien keinen Einfluss ausübt; denn Plasmodien, welche auf vertical gestellten und vor Licht geschützten Platten gehalten wurden, bewegten sich in jeder beliebigen Richtung. Für die Richtigkeit der STRASSBURGER'schen Ansicht sprechen auch die Versuche PFEFFER's[4]), JÖNSSON's[5]) und STAHL's[6]).

Auch auf die Richtung, Form und Ausbildung der Früchte der höheren Mycetozoen scheint die Schwerkraft keinen besonderen Einfluss auszuüben. Für *Dictyostelium mucoroïdes* wurde dies durch besondere Versuche von BREFELD constatirt, und bei anderen Formen verhält sich die Sache wohl kaum anders, wie man sich durch Beobachtungen, die im Freien an *Arcyrien*, *Stemonitis*-Arten *Didymium* etc. leicht zu machen sind, überzeugen kann, da oft an demselben Substrat die verschiedenen Oberflächentheile, auf der sich die Fruchtträger entwickeln, alle möglichen Stellungen zum Erdradius einnehmen.

5. Verhalten gegen den richtenden Einfluss des Wassers (Rheotropismus).

Nach den Experimenten SCHLEICHER's[7]), JÖNSSON's[8]) und STAHL's (l. c.) wird unter gewissen Verhältnissen die Richtung der Plasmodienbewegung bestimmt durch die Richtung der Bewegung der Wassertheilchen im Substrat.

Die Versuchseinrichtung war folgende: Ein in voller Lebenskraft befindliches Plasmodium ward auf einen Streifen zusammengefalteten Fliesspapiers gebracht, und dieser Streifen über den Rand eines mit Wasser gefüllten Gefässes so aufgehängt, dass das eine Ende des Papiers das Wasser im Gefäss berührte, während das andere Ende frei aus dem Gefässe heraus hing. Sorgt man nun dafür, dass der Wasserstrom von dem Gefäss aus durch das Papier hindurch nicht allzu stark ausfällt (damit das Plasmodium durch die Triebkraft des Wassers nicht zurückgestossen wird) und dass die Lebensbedingungen für das Object normale bleiben, so bewegt sich das Plasmodium, gleichviel auf welcher Stelle des Papiers es sich befindet, der Wasserquelle zu und erreicht endlich den Rand des Wassers. Werden bei demselben Versuche mehrere Plasmodien verwendet, und auf verschiedene Punkte des Streifens vertheilt, so treffen sie unter Umständen am Wasserniveau zusammen, falls sie nicht unterwegs schon zusammengeflossen sind. Wird während der Wanderung das ursprünglich tiefere Ende des Streifens

---

1) HOFMEISTER, Die Pflanzenzelle 1867, pag. 20.

2) Sur l'influence de l'attraction terrestre des Plasmodes des Myxomycètes (Mem. de la Soc. des sc. nat. de Cherbourg 1868, pag. 155).

3) Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen 1878.

4) Pflanzenphysiologie, pag. 388.

5) Deutsche botan. Gesellsch. 1883. pag. 513.

6) Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884, pag. 168.

7) In: STRASSBURGER, Wirkung des Lichts und der Wärme auf die Schwärmsporen. Jena 1878, pag. 71.

8) Der richtende Einfluss strömenden Wassers auf wachsende Pflanzen und Pflanzentheile. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1883. pag. 512.

in Wasser getaucht und höher angebracht, als das andere, so kehrt mit dem Strom auch bald das Plasmodium seine Bewegungsrichtung um und bewegt sich der Strömung entgegen.

Das eben geschilderte eigenthümliche Verhalten der Plasmodien zur Wasserströmung im Substrat hat JÖNSSON als Rheotropismus bezeichnet und zwar, da die Richtung der Plasmodienbewegung unter jenen Verhältnissen entgegenläuft der Richtung des strömenden Wassers, als negativen Rheotropismus (Positiven Rheotropismus zeigen nach JÖNSSON unter ähnlicher Versuchsanordnung (aber mit Nährlösungen) die Mycelien gewisser Schimmelpilze).

6. Verhalten gegen die Vertheilung der Feuchtigkeit im Substrat. (Hydrotropismus).

Wie STAHL[1]) neuerdings zeigte, breiten sich Plasmodien, die unter dem Einfluss des Wasserstromes auf Filtrirpapierstreifen gekrochen sind, und mit diesen auf die Mitte von Glasplatten gebracht werden, welche man mit einer mehrfachen Lage schwedischen Filtrirpapiers bedeckt hat, im dampfgesättigten Dunkelraum gleichmässig strahlig auf dem durchnässten horizontalen Substrate aus. Wenn man nun im trocknen Raum das Papier langsam abtrocknen lässt, so zieht sich die Plasmodienmasse nach den am längsten feucht gebliebenen Stellen hin, wie auch bereits KÜHNE[2]) beobachtete.

Befestigt man über dem nur noch mässig feuchten Papier einen feuchten Körper in geringem (etwa 2 Millim. betragenden) Abstande und bringt das Ganze in einen dunkeln lufttrocknen Raum, so erheben sich Aeste am Plasmodium senkrecht in die Höhe und wandern auf den feuchten Körper (Holzstückchen, Gelatinetropfen auf einem Objectträger etc.) über.

Aus solchen Versuchen folgt, dass die Plasmodientheile sich den Wassertheilchen in resp. ausserhalb des Substrats zuwenden. (Positiver Hydrotropismus, STAHL).

Andere Erscheinungen deuten nach STAHL auf einen negativen Hydrotropismus, so der Umstand dass die Plasmodien von den feuchteren Theilen des Substrats schliesslich wegwandern, nach weniger feuchten prominirenden Punkten hin, woselbst sie fructificiren. Auch die Senkrechtstellung der gestielten Sporocysten zu ihrer Unterlage erklärt der genannte Forscher aus der letzteren Form des Hydrotropismus[3]). Für diese Erklärung scheinen mir auch Beobachtungen zu sprechen, die ich an *Comatricha Friesiana* DE BARY, *Dictydium cernuum* PERS. und anderen gestielten Mycetozoen zu machen Gelegenheit hatte, dass nämlich die Fruchtträger (Stiele) um so länger wurden, je feuchter die Unterlage war.

7. Verhalten gegen andere mechanische Einwirkungen.

Erschütterungen, Druck, Stösse und andere mechanische Einwirkungen üben wie auch PFEFFER[4]) angiebt, Reize auf die vegetativen Zustände (Amoeben, Plasmodien) aus, infolge deren Contractionen des Plasmakörpers (Einziehung der Pseudopodien, Abrundung) erfolgen. Trägt man eine Amoeben-Cultur in der

[1]) Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884. pag. 149.

[2]) Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität. 1864. pag. 82.

[3]) Man vergleiche auch WORTMANN, Ein Beitrag zur Biologie der Mucorineen. Bot. Zeit. 1881. Dieser Autor erklärte bereits die Senkrechtstellung der Sporangienträger von *Mucor* als eine Folge ihrer Eigenschaft, sich von feuchten Flächen wegzuwenden in die weniger feuchte Luft.

[4]) Pflanzenphysiologie II. pag. 390.

Tasche einige Zeit mit sich herum, oder schüttelt man sie öfter, so runden sich alle Amoeben ab, und treten, wenn die Erschütterungen gar zu lange andauern, in den Cystenzustand ein.[1])

Dass Plasmodien durch Zerschneiden in einzelne Stücke nicht getödtet werden, wurde bereits oben erwähnt. Sobald der durch diesen Eingriff hervorgerufene Reiz vorüber ist, erfolgt auch an der Schnittstelle wieder Pseudopodienbildung.

8. Trophotropismus.

Diese von Stahl[2]) untersuchte und unterschiedene Eigenschaft äussert sich darin, dass die vegetativen Zustände (und zwar sind bisher *Fuligo*-Plasmodien untersucht) sich von Stellen, wo die Ernährungsbedingungen unzureichend oder gar nicht vorhanden sind, nach anderen Punkten hin bewegen, wo günstigere Ernährungsverhältnisse obwalten. Stahl führt u. A. folgende Belege an: So lange einem an der Innenwand eines Glases befindlichen Plasmodium von unten nur reines Wasser zugeführt wird, breitet es sich gleichmässig aus; wird dem Wasser aber Lohinfus hinzugesetzt, so wandert das Plasmodium nach unten, und sendet bald zahlreiche Verzweigungen in die Nährflüssigkeit hinein. Im Wesentlichen derselbe Effect wird erreicht, wenn man in die Bodenflüssigkeit in die Nähe des Plasmodiums Lohestückchen bringt. Sie werden sehr bald von zahlreichen Plasmaärmchen umfasst, die nach ihnen hin getrieben wurden.

III. Verhalten gegen chemische Agentien.

1. Verhalten gegen Gase.

A. Verhalten gegen Sauerstoff.

Aus den Experimenten, die von Kühne[3]), Brass[4]), Stahl (l. c.) und mir angestellt wurden mit Bezug auf die Frage, welche Wirkungen Sauerstoff-Entziehung auf die verschiedenen Entwicklungsstadien der Mycetozoen auszuüben vermöge, ergiebt sich zunächst als Facit, dass die vegetativen Zustände sowohl, als die fructificativen sich im Allgemeinen als entschieden sauerstoffbedürftig erweisen.

Es war dieses Resultat eigentlich schon *a priori* zu erwarten und zwar in Rücksicht auf die Thatsache, dass den Mycetozoen die Fähigkeit mangelt, Zersetzungsprozesse hervorzurufen, welche den Charakter von Gährung oder Fäulniss tragen.

Die Wirkung schneller Sauerstoff-Entziehung oder Absperrung äussert sich gemeiniglich in einer Destruction des Plasmakörpers, die mit dem Tode des betreffenden Zustandes (Schwärmer, Amoebe, Plasmodium, Spore) endigt, wenn die Entziehung länger andauert. Im Verlaufe der Wirkung erfolgt in der Regel 1. Abscheidung gröberer Ingesta, wenn solche vorhanden, 2. Sistirung der Bewegung, Einziehung der Bewegungsorgane (Cilien, Pseudopodien), Abrundung und Quellung des Körpers, 3. Abstossung des Hyaloplasmas in Blasenform und Zerfliessen resp. Zerplatzen des Körpers, oder aber Gerinnung des Plasmas unter Kugelbildung. Dazu kommt noch der eigenthümliche Umstand, dass oft peripherisch eine Membran entsteht.

---

[1]) Vergl. Brass, Biol. Studien, Heft I, pag. 67.

[2]) l. c. pag. 163 ff. Vergl. auch Pfeffer, Locomot. Richtungsbewegungen d. chem. Reize. 1884.

[3]) Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität. Leipzig, 1864.

[4]) Brass, Biologische Studien, Heft 1. Halle 1883.

Der Einfluss sehr allmählicher Sauerstoffentziehung giebt sich in Bildung von Ruhezuständen kund.

Um die Wirkung schneller Sauerstoff-Entziehung zu prüfen, genügt es nach meinen Erfahrungen für sehr kleine Formen, die betreffenden vegetativen Zustände unter Deckglas zu halten, dessen Ränder man mit Provenceröl verstreicht. Will man den Sauerstoff durch Gase (Kohlensäure, Wasserstoff) verdrängen, so finden am besten die GEISSLER'schen oder andere Gaskammern Anwendung.[1])

Zur Illustration der vorhin im Allgemeinen angegebenen Wirkungen mögen folgende Beispiele dienen:

1. Schwärmer von *Mastigomyxa avida*: Der diese Zustände in Menge enthaltende Tropfen wurde mit Deckglas bedeckt und dessen Ränder mit Provenceröl verstrichen. Schon nach einer Viertelstunde wurde die Schwärmthätigkeit herabgemindert, die Cilienbewegung also verlangsamt, die vorher lebhaft amoeboide Bewegung des Plasmakörpers gleichfalls beschränkt und seine Form mehr gerundet. Als fernere Erscheinung kam noch hinzu, dass sämmtliche Individuen die aufgenommene Nahrung (Schwärmsporen, chlorophyllgrüner Algen), mochte diese nun kaum erst durch die Verdauung angegriffen, also noch grün, oder bereits ins Gelbe oder Braune verfärbt sein, aus dem Plasmakörper ausstiessen, ein Prozess, der sich bald schnell bald langsam vollzog. Schliesslich erschienen daher alle Schwärmer farblos. Dabei wurde die Fähigkeit der Zweitheilung aufgehoben, das Plasma blasser und daher der Kern sehr deutlich. Nach einstündiger Cultur unter diesen Verhältnissen erschien das Plasma grobkörnig, wie geronnen; es trat eine Sonderung der Körnchen von dem Hyaloplasma ein, das mehr und mehr bauchig hervortrat, um dann mit einem Ruck zu platzen. Während aller dieser zum Tode führenden Vorgänge bleibt die Cilie noch erhalten, ja bewegungsfähig.

Wird vor Abschnürung des hyalinen Plasmas der Cultur frisches, sauerstoffhaltiges Wasser zugeführt, so erlangen die Zellen wieder Leben und Bewegung.

Schwärmer derselben Art aus einer andern Cultur wurden 24 Stunden unter Deckglas gehalten (im feuchten Raume). Nach Ablauf dieser Frist zeigte sich, dass der Plasmakörper eine zarte Haut abgeschieden und innerhalb derselben zu einer körnigen Masse coagulirt war.

Das entschiedene Sauerstoffbedürfniss der Schwärmer von *Mastigomyxa* zeigte sich übrigens auch in der massenhaften Ansammlung derselben an der Oberfläche der Infusionen.

(Zahlreiche Beobachtungen an anderen Mycetozoen machen es mir wahrscheinlich, dass alle Schwärmer bei Sauerstoff-Abschluss ihre Ingesta fahren lassen).

2. Amoebenzustände von *Diplophysalis Nitellarum*. Sie wurden in nicht grosser Anzahl in den Tropfen gebracht, der mit dem Deckglas bedeckt ward, worauf dessen Ränder mit Provenceröl verstrichen wurden. Die eingestellte Amoebe zeigte einzelne Pseudopodien, und im Inhalt zahlreiche kleine Stärkekörnchen, ein Chlorophyllkorn und ein paar Vacuolen. Der Kern war durch das feinkörnige Plasma und jene Ingesta gänzlich verdeckt. Im Verlauf von $2\frac{3}{4}$ Stunden machten sich folgende Veränderungen bemerkbar. Die Pseudopodien wurden eingezogen, die Stärkekörnchen ausgestossen, der Körper schwoll allmählich bedeutend auf, und wurde blass und sehr feinkörnig, dabei bildete sich eine grosse Vacuole, in der jetzt der Kern in voller Klarheit und von schwach bläulicher Färbung zu

[1]) KÜHNE, l. c., beschreibt eine solche.

sehen war. Ausserdem entstand ein scharfer hautähnlicher Contour und schliesslich wurde das Plasma grobkörnig. Die Amoebe war vollständig abgestorben. Andere Amoeben desselben Präparates verhielten sich in ähnlicher Weise, doch traten bei einigen jene Wirkungen erst ein paar Stunden später hervor. Die Ingesta können auch ganz oder z. Th. beibehalten werden.

Amoebenzustände einer in Schlamm lebenden Art. KÜHNE leitete 24 Stunden lang einen Strom von Wasserstoff über die Amoeben. Der Erfolg war, dass viele zu bräunlichen undurchsichtigen, von doppelten Contouren begrenzten Kugeln wurden, durch Coagulation. Ein Theil der Amoeben sah unverändert aus, doch waren sie gleichfalls bewegungslos, in sauerstoffhaltiger Atmosphäre nahmen sie aber allmählich wieder Bewegung an.

3. Plasmodiumzustände. Wie KÜHNE zeigte, sind auch die Plasmodien der höheren Mycetozoen sauerstoffbedürftig. Der beweisende Versuch war folgender: Er brachte reife Früchte eines *Didymium* mit einem Stückchen des Substrats in ein Kölbchen, füllte dies mit ausgekochtem Wasser und kehrte es unter Quecksilber um. Das Präparat stieg nach dem Boden des Glases empor, seine Substanz quoll, entwickelte sich aber nicht zum typischen Plasmodium. Er liess nun einige kleine Luftblasen in dem Kölbchen emporsteigen. Schon nach 5 Stunden hatte sich das Plasma über den Boden des Kölbchens netzförmig ausgebreitet und zeigte schon die Bewegungen. Kocht man das Wasser nicht aus, so findet die Entwicklung so gut statt, wie in der Luft. Leitet man durch eine Gaskammer, in der Plasmodien erzogen werden, um den Sauerstoff zu vertreiben viele Stunden Wasserstoff, so erfolgt keine Weiterentwicklung; an die Luft gebracht zeigten die Plasmodien dieselbe schon nach wenig Stunden.

4. Dauerzustände[1]). Die Sporen von *Vampyrellidium vagans* waren (unter Deckglas mit Oelverschluss) nach 22 Stunden abgestorben, der vorher schwach oder gar nicht sichtbare Kern wird dabei stark lichtbrechend. Das hyaline Plasma zieht sich auf einen kleinen Raum zusammen, das feinkörnige Reserveplasma gerinnt und bildet kleine Klümpchen, die um den Kern herumgelagert sind.

Versuche mit Sporen höherer Mycetozoen, z. B. *Arcyria cinerea,* ergaben ein ähnliches Resultat: 48 stündiger Sauerstoffabschluss tödtete sie ab. Das Plasma gerann, der vorher sichtbare kleine Kern trat scharf hervor eben so der helle Hof um denselben.

Aus allen meinen Versuchen geht zugleich hervor, dass man die Sauerstoff-Absperrung benutzen kann als Mittel zum Nachweis des Zellkerns; ferner, dass die Dauerzustände im Ganzen minder leicht durch Sauerstoff-Absperrung getödtet werden, als die vegetativen Zustände, was offenbar darin liegt, dass die Dauerzustände mit Membran umkleidet sind.

Im Hinblick auf die Empfindlichkeit vieler Mycetozoen gegen Sauerstoff-Abschluss ist es angezeigt, ein und dasselbe Object nicht zu lange unter Deckglas zu lassen, die Wasserschicht unter demselben möglichst hoch zu halten und womöglich einige chlorophyllgrüne Algen in den Beobachtungstropfen einzutragen. Wo es irgend angängig ist, sollte man sehr empfindliche Objecte im unbedeckten Tropfen beobachten. Zu den gegen Sauerstoff minder empfindlichen Monadinen gehören nach meinen Versuchen die Vampyrellen und namentlich *Leptophrys vorax* CIENK. Tagelang unter Deckglas gehalten bleiben ihre Cysten doch vollkommen lebensfähig und entlassen Amoeben, die sich unter Deckglas ernähren, durch Zweitheilung vermehren und endlich wieder encystiren.

[1]) Nach eigenen Versuchen.

Die Frage, ob nicht durch einseitige Sauerstoffzufuhr die Bewegungen der Plasmodien beeinflusst werden, wurde neuerdings von STAHL (l. c.) geprüft und bejaht. Er brachte z. B. mit einem *Fuligo*-Plasmodium bedeckte ungef. 1 Ctm. breite Filtrirpapierstreifen an die Innenwand enger Glascylinder. Diese wurden bis zur Hälfte der Höhe der Streifen mit abgekühltem, vorher durch Auskochen von der Luft befreitem Wasser angefüllt und darüber eine dünne Oelschicht gegossen. Der untere Theil der Plasmodien befand sich also unter Wasser, zu welchem der Sauerstoff der Luft einen jedenfalls in hohem Grade erschwerten Zutritt hatte, während der obere Plasmodientheil freien Sauerstoffzutritts sich erfreute. Schon nach wenigen Stunden zeigten sich die unter Wasser befindlichen Stränge beinahe inhaltsleer, und nach und nach wanderte sämmtliches Plasma in die frei an der Luft befindlichen Verzweigungen, während unter der Oelschicht nur noch die leeren Hüllen der Stränge, in einzelnen Fällen auch abgestorbene Theile wahrzunehmen waren.

B. Verhalten gegen Kohlensäure.

Von Seiten KÜHNE's[1]) sind Versuche sowohl mit Amoebenzuständen niederer, als mit Plasmodien höherer Mycetozoen angestellt worden, deren Ergebniss folgendes war:

Leitet man über gewisse Amoeben nur eine Stunde lang Kohlensäure, so erlöschen die Bewegungen vollständig und die Objekte wandeln sich sämmtlich in bräunliche, undurchsichtige, von doppelten Contouren begrenzte Kugeln um, deren Hyaloplasma bisweilen blasenartig aufgetrieben erscheint. Diesen Kugeln mangelt weitere Lebensfähigkeit, wie schon, abgesehen von ihrem Aussehen, daraus hervorgeht, dass sie auf Inductionsschläge nicht mehr reagiren. Auch wenn man mit der Kohlensäure zugleich kleine Mengen von Luft über die Amoeben leitet, tritt die zum Tode führende Coagulation ein.

Mit Plasmodien (z. B. von *Didymium*) angestellte Experimente ergaben etwa gleiche Resultate; 24 Stunden in Kohlensäure gehalten gingen sie zu Grunde.

C. Verhalten gegen andere Gase.

Das Verhalten gegen andere Gase ist noch nicht näher studirt worden. Nur bezügl. der Einwirkung des Wasserstoffs liegen von KÜHNE Untersuchungen vor, die bereits auf pag. 86 angeführt wurden. Doch ist es wahrscheinlich, dass die schädlichen Wirkungen des Wasserstoffes mehr auf Sauerstoff-Verdrängung, als auf giftigen Wirkungen dieses Gases selbst beruhen.

2. Verhalten gegen andere chemische Körper.

Betreffs dieses Punktes liegen einige Untersuchungen vor, die von DE BARY[2]), KÜHNE[3]), HOFMEISTER[4]), BRASS[5]) und STAHL[6]) stammen.

In einer wässrigen, sehr verdünnten Veratrinlösung sterben nach Versuchen KÜHNE's die Plasmodien der höheren Mycetozoen leicht ab, kleine rascher, als grössere, welche letztere in dem Gifte etwa 6 Stunden lang ihre

---

1) Untersuchungen über das Protoplasma, pag. 41 u. 89.

2) Mycetozoen. 2. Aufl.

3) Untersuchungen über das Protoplasma. pag. 84—86.

4) Die Pflanzenzelle.

5) Biolog. Studien. Heft I, pag. 68.

6) Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884. pag. 155 ff.

Lebensdauer behielten. Die Bewegung verlangsamt sich allmählich, die Körnchen werden entfärbt, alle hyalinen Ränder trüben sich, zahlreiche kolbenförmige Auswüchse mit trübem Inhalt treten hervor und stossen theilweise blasse, schwach granulirte Blasen aus. Unter Einwirkung von Aether-, Chloroform- oder Ammoniak-Dämpfen gehen die Plasmodien gleichfalls bald zu Grunde. Legt man sie nur einen Augenblick in einen Raum, der nur schwach nach Ammoniak riecht, so findet man dann alles Plasma glatt ausgebreitet, zerflossen. Unter dem Mikroskop erscheint es dabei umgewandelt in eine grosse Anzahl gefärbter Tropfen, die auch nach längerer Aufbewahrung nicht wieder zusammenfliessen und keine Bewegung zeigen. In Aether und Chloroformdämpfen erlischt die Bewegung zuerst nur an einigen Stellen, sie kann aber dort nach einem Aufenthalte von mehreren Stunden im feuchten Raume wiederkehren. Setzt man die Plasmodien diesen Dämpfen längere Zeit aus, in Aether 5 Min., in Chloroform 15, so kehrt die Bewegung nicht wieder. BRASS, l. c., setzte Amoebenculturen neutrale Salzlösungen (Kali-, Natron- Kalksalze[1]) zu und beobachtete, dass das Hyaloplasma in Blasenform sich abschnürte. Auch Safraninlösung zeigte ähnliche Wirkung, wobei auch noch unverdaute Ingesta abgeschieden wurden. Nach Zusatz von sehr schwacher Alaunlösung zog sich das Hyaloplasma gewisser Amoeben in lange dünne Pseudopodien aus, welche abwechselnd eingezogen wurden, bis nach Verlauf von etwa $\frac{1}{2}$ Stunde die Amoeben starben. Concentrirte Lösungen von Glycerin, Zucker, 5%ige Lösung von Kalisalpeter oder Kochsalz bringen, wie KÜHNE zeigte, die Plasmodien zur Abrundung und Zusammenziehung in kugelige Massen mit hyalinen Säumen. Nach Aussüssen mit Wasser treten die Bewegungserscheinungen wieder auf. Stark verdünnte Zuckerlösungen, sowie 0,1%ige Lösungen von Kochsalz, phosphorsaurem Natron, schwefelsaurem Natron haben nach KÜHNE andere Wirkungen, insofern sie nicht Zusammenziehungen bewirken. sondern die Plasmodien dünnflüssiger, wasserreicher machen und die Stränge zu grosser Veränderlichkeit anregen. Infolge einseitiger Berührung mit solchen Stoffen oder ihren Lösungen werden, wie DE BARY und STAHL (l. c.) zeigten, die Plasmodien gleichfalls zu Bewegungen angeregt.

IV. Wirkungen der Mycetozoen auf das Substrat.

Manche Mycetozoen sind befähigt Cellulose zu lösen. Hierher gehören in erster Linie *Vampyrellidium vagans* Z., *Endyomena polymorpha* Z. und *Enteromyxa paludosa* CIENK., sie lösen die ganze Membran der als Nahrung dienenden Zellen auf; ferner sind hierher zu rechnen die in chlorophyllgrünen Algen lebenden Vampyrellen, Pseudosporen etc., die meist nur eine eng umschriebene Stelle der Wirthsmembran zum Zwecke blossen Eindringens zur Auflösung bringen. Auch *Plasmodiophora Brassicae,* deren Plasmastränge bekanntlich die Membran der Kohlwurzelzellen durchbohren, sowie GÖBEL's *Tetramyxa parasitica* gehört hierher.

Manche lösen cutinisirte Membranen, wie das auch in Pollenkörner von *Pinus* eindringende *Vampyrellidium vagans.*

Andere sind im Stande, verholzte Membranen zu lösen. Hierher

[1]) Concentrationsgrad nicht angegeben.

[2]) Untersuchungen aus dem physiol. Institut der Universität Heidelberg Bd. II. pag. 273. 1878.

gehören wahrscheinlich alle todtes Holz bewohnenden höheren Mycetozoen, deren Amoeben von Zelle zu Zelle wandern, sowie die *Plasmodiophora Brassicae* WOR. und *Tetramyxa parasitica* GÖBEL.

(Ob manche in Bacillarien parasitirenden Monadinen die Fähigkeit haben, die verkieselten Membranen ihrer Wirthe zum Zweck des Eindringens stellenweise zu lösen, darüber fehlen noch Erfahrungen; doch ist zu vermuthen, dass sie die Grenze der beiden Schalenhälften als Eindringstelle benutzen, da sie nach meinen Beobachtungen an jener Region ausschlüpfen.)

Manche lösen Stärkekörner auf. Ein ausgezeichnetes Beispiel bietet *Protomonas amyli.* Ihr Plasmakörper umfliesst die Stärkekörner der Kartoffel und corrodirt sie in auffälliger Weise, sodass dieselben oft stachelich und schliesslich oft ganz aufgelöst werden.

Manche lösen coagulirtes Eiweiss, so das Plasmod von *Fuligo varians.*

Alle die eben angeführten Wirkungen beruhen wahrscheinlich auf Bildung von Fermenten. Doch kennt man die Natur derselben noch nicht genauer. Eine Ausnahme macht das von KRUKENBERG im Plasmodium von *Fuligo varians* entdeckte peptonisirende Ferment (Pepsin).

Manche niederen Mycetozoen produciren einen Stoff (wahrscheinlich eine Säure), welcher Verfärbung des Chlorophylls, Phycochroms oder Diatomins meist ins Gelbrothe, Rothbraune bis Dunkelbraune bewirkt; so alle parasitischen Monadinen (z. B. *Pseudospora, Vampyrella, Aphelidium, Gymnococcus),* die in Phycochromaceen, Diatomeen und Chlorophyceen leben.

Manche niedern Mycetozoen bilden Stoffe, welche gewisse Farbstoffe ihrer Wirthszellen vollständig entfärben: so *Pseudospora infestans* ZOPF, die den ziegelrothen Farbstoff der *Vampyrella*-Sporen ausbleichen macht.

Manche niedern Mycetozoen scheiden Produkte aus, welche auf die befallenen Wirthszellen hypertrophische Wirkungen ausüben. Als vornehmstes Beispiel dürfte *Plasmodiophora Brassicae* WORON. anzuführen sein, welche die Wurzeln der Kohlarten etc. zu ausserordentlich auffälliger Hypertrophie bringt, sodass oft faustgrosse Anschwellungen auftreten. Sie entstehen theils durch hypertrophische Entwicklung gewisser Zellen, theils durch gesteigerte Theilungsfähigkeit anderer.[1])

Auch im Assimilations- und Leitungsgewebe der Blätter von *Pontederia crassipes* werden durch einen vielleicht in die Verwandtschaft der vampyrellenartigen Monadinen gehörigen Parasiten einzelne Zellen stark hypertrophirt.

Starke Vergrösserung und mehr oder minder auffällige Gestaltveränderung ruft an den Zellen von *Coleochaete soluta* auch eine andere Monadinee *(Aphelidium deformans* Z. [vergl. Fig. 30]) hervor.

V. Hemmungsbildungen.

Unter Verhältnissen, welche eine weitere vegetative oder im eigentlichen Sinne fructificative Entwicklung nicht gestatten, erfahren die beweglichen Zustände der niederen wie der höheren Mycetozoen, mögen dieselben nun noch auf der Stufe des Schwärmers stehen, oder dem Amoebenstadium entsprechen, oder endlich selbst den Plasmodienzustand repräsentiren, eine Inhibirung in der

---

[1]) Wie neuerdings GÖBEL zeigte, übt *Tetramyxa parasitica* GÖBEL ganz ähnliche Wirkungen auf Stengel und Blätter von *Ruppia rostellata* aus. Es werden auch hier relativ grosse ($\frac{1}{2}$—1 Centim. dicke) Gallen und zwar in Knöllchenform erzeugt.

Entwicklung und nehmen den Charakter von eigenartigen Ruhezuständen an, die man als Hemmungsbildungen bezeichnen kann.

Sie dürften nicht unpassend als Analoga der Gemmenbildungen der ächten Pilze angesprochen werden. Die Bedingungen, unter denen solche Zustände entstehen, können entweder liegen in einem Mangel an Nährstoffen, oder in langsamem Austrocknen des Substrats oder in allmählicher Temperaturerniedrigung, in Sauerstoffentziehung und vielleicht noch anderen Momenten.

Versetzt man solche Ruheformen unter geeignete Bedingungen, so werden sie früher oder später wiederum in das bewegliche Stadium übergeführt. Ein längeres oder kürzeres Eintrocknen bei gewöhnlicher Temperatur und darauf folgende Benetzung mit Wasser scheinen hierfür nöthig zu sein.

Es ist *a priori* wahrscheinlich, dass allen höheren wie niederen Mycetozoen die Fähigkeit zukommt, solche Hemmungsbildungen einzugehen, zumal die von ihrem Entdecker Cienkowski, sowie von de Bary, Brefeld, Brass, Fayod, Klein und mir darauf hin untersuchten Arten den verschiedensten Gruppen angehören.

Es lassen sich zwei Hauptformen dieser Hemmungsbildungen unterscheiden die Hypnocysten und die Sclerotien. Jene stellen einzellige Kugeln, diese Zellkörper dar von entfernt-parenchymatischer Struktur. Die Hypnocysten treten entweder in Form von Mikrocysten oder von Makrocysten auf.

1. Mikrocysten.[1])

Sie entstehen entweder aus Zoosporen oder aus Amoeben, und zwar dadurch, dass diese Zustände ihre Bewegungsorgane (Cilien, Pseudopodien) einziehen, ihren Plasmakörper abrunden und sich mit zarter oder derber Membran umgeben, nunmehr Körperchen bildend, die gewöhnlich noch kleiner sind als die Sporen der betreffenden Art und in Rücksicht hierauf von Cienkowski mit obigem Namen bezeichnet wurden.

Man kennt solche Zustände für folgende Arten 1. für *Perichaena corticalis* Batsch (= *Licea pannorum* Cienk.) und für *Chondrioderma difforme* Pers. (= *Didymium Libertianum* de Bary);[2]) hier sind sie kugelig mit zarter, hyaliner, glatter Membran versehen, kleiner als die betreffenden Sporen und entstehen aus Schwärmern, wenn man diese allmählich eintrocknen lässt (Fig. 36, A B); 2. für *Dictyostelium mucoroïdes* Brefeld.[3]) Hier gehen sie aus Amoeben hervor, übertreffen die Sporen an Grösse und bilden eine anfangs dünne und glatte, später geschichtete, faltige oder höckerige Membran. Ihre Entstehungsbedingungen sind nach Brefeld nicht mit Sicherheit festzustellen. Während sie einerseits in vielen alten Culturen auftreten, namentlich an dem austrocknenden Rande, entstanden sie in anderen Fällen in frischer Nährflüssigkeit (Mistdecoct), sowohl in Berührung mit Luft, als untergetaucht. (Brefeld hält es nicht für unmöglich, dass die Mikrocysten einer sexuellen Verbindung von Amoeben ihren Ursprung verdanken, eine Vermuthung, der jedenfalls noch die Begründung fehlt, und die sich voraussichtlich nicht bestätigen wird); 3. für *Copromyxa protea* (Fayod).[4]) Hier entstehen die Mikrocysten aus Amoeben, und bilden kugelige Körper mit dicker, runzeliger,

---

1) Cienkowski, Das Plasmodium. Pringsheim's Jahrbücher III.

2) de Bary, Mycetozoen, pag. 94.

3) *Dictyostelium mucoroïdes*, pag. 11, und Schimmelpilze, Heft VI. *Polysphondylium.*

4) Beitrag zur Kenntniss niederer Myxomyceten. Bot. Zeit. 1883. No. 11.

sich schliesslich gelbbraun färbender Membran. Unter Umständen contrahirt sich das Plasma innerhalb dieser Haut, um eine secundäre (Fig. 36, C) oder selbst tertiäre (E) Haut zu bilden. Concentrirte oder durch Spaltpilze verunreinigte

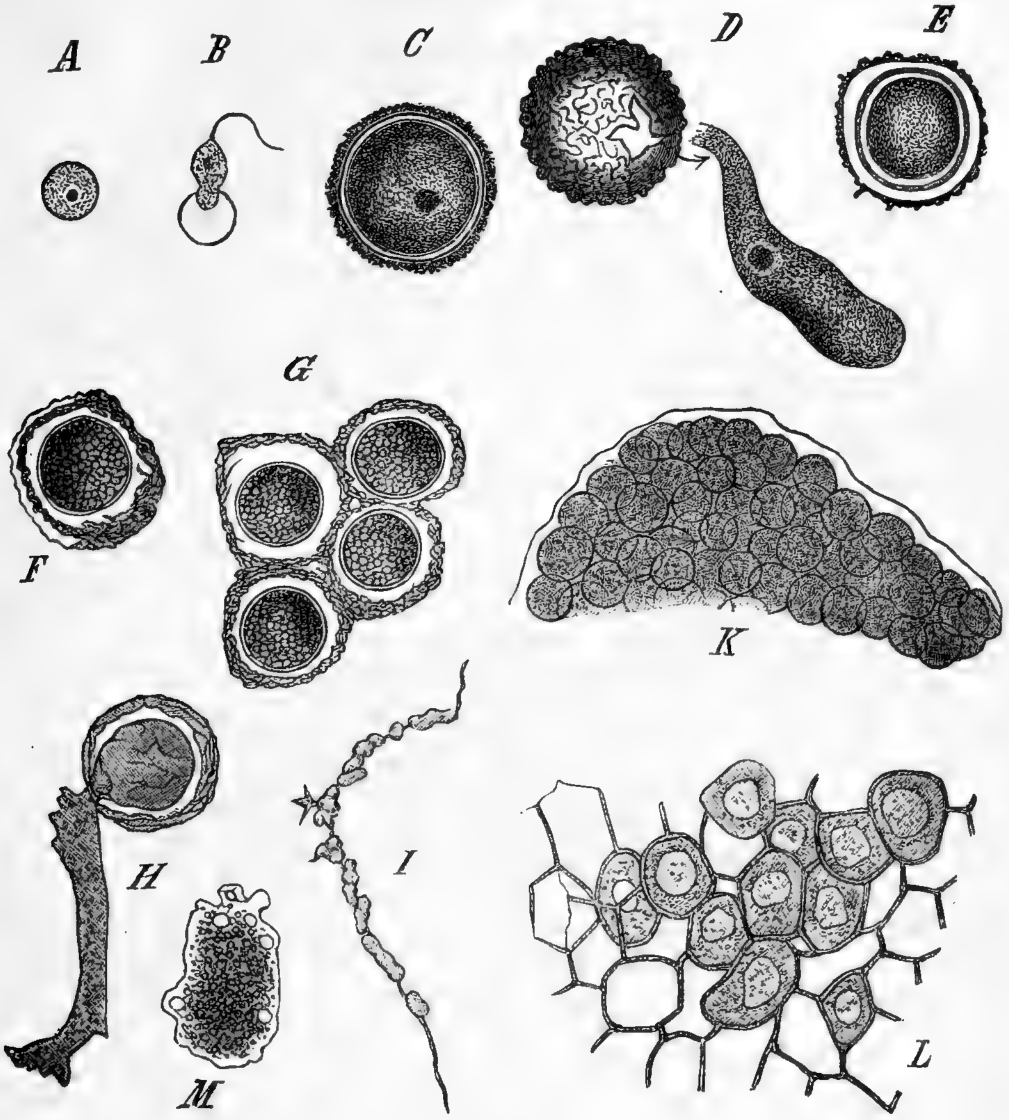


Fig. 36. (B. 482.)

Hemmungsbildungen. A aus einer Schwärmspore entstandene Mikrocyste von *Chondrioderma difforme* (PERS.) (540 fach). B eine ebensolche. Der Schwärmer schlüpft soeben aus (540 fach). C—E aus Amoeben entstandene Mikrocysten von *Copromyxa protea* FAYOD (ca. 1000 fach) nach FAYOD. C eine solche im optischen Durchschnitt mit doppelter Haut. E eine solche mit dreifacher Haut. D die Amoebe ist eben der Membran entschlüpft. F—H Makrocysten von *Perichaena corticalis* BATSCH (= *Licea pannorum* CIENK.), 320 fach (nach CIENKOWSKI). F einzelne Makrocyste mit doppelter Cystenhaut. G eine Gruppe von vier verklebten Makrocysten. H Auskeimung einer solchen Makrocyste zu einem kleinen Plasmodium. I Sclerotien von *Didymium Serpula* in natürl. Grösse, einem alten Moosstengel aufsitzend (nach DE BARY). K Stück vom Rande eines Sclerotiums derselben Art, durch Druck etwas ausgebreitet (195 fach nach DE BARY). L Fragment eines Durchschnittes durch ein rothgelbes Sclerotium eines Physarum (die Membranen etwas zu dick gezeichnet) (nach DE BARY), 390 fach. M eine Sclerotiumzelle nach 24 stündigem Aufenthalt im Wassertropfen, contractile Vacuolen und träge amoeboïde Bewegung zeigend, 390 fach (nach DE BARY).

Nährflüssigkeit (Mistdecoct) war die Ursache der Mikrocystenbildung; 4. für *Vampyrella pendula* CIENK.,[1]) wo unter nicht näher ermittelten Bedingungen nach KLEIN aus Amoeben oder kleinen Plasmodien kugelige, zartwandige Mikrocysten von wechselnder Grösse entstehen; 5. für *Pseudosporidium Brassianum*, wo nach BRASS[2])

---

[1]) KLEIN, *Vampyrella*, pag. 15.

[2]) Biologische Studien. Heft I. Tab. III. Fig. 8—10.

die Mikrocysten durch Kältewirkung oder Sauerstoffentziehung auf Amoeben hervorgehen.

Selbst bei vollständiger Eintrocknung scheinen die Mikrocysten längere Zeit lebensfähig zu bleiben; so die von *Chondrioderma difforme* nach DE BARY über 2 Monate. Bei Benetzung mit Wasser oder Nährlösung keimen sie zu je einer Zoospore (Fig. 36, B) resp. zu je einer Amoebe aus, nachdem sich schon vorher die Anzeichen der Keimung durch Auftreten von ein oder mehreren Vacuolen kund gegeben haben. Der Austritt des Keimprodukts erfolgt an einer beliebigen eng umschriebenen Stelle der Membran, indem Schwärmer oder Amoebe sich hier ein Loch bohren.

2. Die Makrocysten.[1])

Sie entstehen, wie CIENKOWSKI (l. c.) in seinen genauen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über diese Zustände, und zwar für *Perichaena corticalis* BATSCH (= *Licea pannorum)* nachwies, aus Plasmodien. Dieselben fragmentiren sich nämlich, die Theilstücke ziehen ihre Pseudopodien ein, runden sich ab und umgeben sich mit einer vielfach gefalteten Haut (Fig. 36, F). Innerhalb derselben contrahirt sich das Plasma und scheidet eine secundäre Membran ab, ähnlich wie bei *Copromyxa protea* FAYOD. Mitunter ist die Oberfläche der äusseren Haut incrustirt mit von aussen angelegten Körnchen. Bezüglich der Grösse dieser Cysten treten bedeutende Schwankungen ein, denn während die einen oft kaum die Grösse der Spore übertreffen, erreichen andere die Dimensionen einer gewöhnlichen Sporocyste der *Perichaena.* Die Cysten treten bald isolirt auf, bald zu Gruppen (Fig. 36, G) verklebt.

Für *Fuligo varians* hat DE BARY (l. c.) schon vor CIENKOWSKI ganz ähnliche Bildungen constatirt.

Wie es scheint werden insbesondere oder ausschliesslich jugendliche Plasmodien zu Makrocysten umgewandelt, und zwar unter dem Einfluss langsamer Austrocknung:

Die Keimungsgeschichte stellt sich nach CIENKOWSKI für *Perichaena* folgendermaassen dar: Nachdem die Makrocysten ein paar Wochen im Wasser gelegen, schwillt der plasmatische Inhalt auf und wird auf der einen Seite der Peripherie homogen und durchscheinender. Bei noch mehr vorgeschrittener Aufweichung schwillt der Plasmakörper noch mehr an, erweitert die ihn umhüllende Membran und bricht endlich durch die secundäre und primäre Haut hindurch (Fig. 36, H), nunmehr als Plasmodium umherkriechend.

3. Die Sclerotien.[2])

Diese von DE BARY aufgefundenen Zustände stellen mit blossem Auge sichtbare Gebilde dar von der äusseren Form mancher Sporocysten, Plasmodiocarpien oder Aethalien und zeigen harte, hornartige Consistenz. Man hat sie nur erst bei wenigen Mycetozoen beobachtet, welche sämmtlich der Gruppe der Endosporeen angehören, nämlich bei *Chondrioderma difforme* PERS., bei *Didymium Serpula* FR., wo sie bald in Knötchenform (Fig. 36, I), bald in Form von netz-

[1]) Wenn ich den Namen »derbwandige Cysten«, den CIENKOWSKY benutzte, hier nicht anwende, so geschieht es aus dem Grunde, weil es auch Mikrocysten mit derber Wand giebt, z. B. bei der oben erwähnten *Copromyxa protea* FAYOD.

[2]) DE BARY, Mycetozoen, pag. 98 ff. — CIENKOWSKI, Zur Entwicklungsgeschichte der Myxomyceten, ferner: Das Plasmodium. PRINGSH. Jahrb. III, pag. 331 u. 425. — STAHL, Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884, pag. 190.

artig verbundenen Strängen erscheinen, bei *Didymium squamulosum* Fr. (= *D. leucopus)*, bei *Perichaena corticalis, Physarum sinuosum,* ferner bei einem unbestimmbaren *Physarum* mit ziegelrothem Plasmodium, bei *Fuligo varians,* wo sie in Knöllchenform auftreten und bei einer *Stemonitis*-Art, wo ich sie in Kuchenform antraf.

Nach de Bary's und Cienkowski's Untersuchungen gehen die Sclerotien stets aus erwachsenen Plasmodien hervor, in der Weise, dass letztere unter Ausstossung der Ingesta ihre Pseudopodien einziehen, und sich zu den erwähnten Körpern abrunden. Darauf zerfällt die ganze Plasmamasse in kleine Portionen von etwa 25—40 mikr. Durchmesser, welche eine mehr oder minder deutliche Membran erhalten und bei sehr dichter Zusammenlagerung polyedrische Gestalt annehmen (Fig. 36, L), sonst kugelige Form (Fig. 36, K) darbieten. Durch allmähliche Wasserabgabe erhärtet das Plasma dieser Zellen und der ganze Zellkörper (Zellenzustand Cienkowski's) zeigt hornähnliche Consistenz. Von Capillitienartigen Bildungen ist zwischen den Sclerotiumzellen nichts zu entdecken. Bisweilen sind die Zellen noch durch eine Art von hyaliner oder körniger Zwischensubstanz verbunden, die dann gewöhnlich auch die Oberfläche des Körpers in einer dünneren oder dickeren Lage überzieht und nicht selten an der Oberfläche Kalkablagerungen erkennen lässt.

In Wasser gebracht gehen, wie Cienkowski zuerst für *Chondrioderma difforme* Pers. zeigte, die Sclerotien wieder in den Plasmodiumzustand über auf folgende Weise: die Zellen quellen im Wasser stark auf und werden vacuolig. Ihre Membran löst sich auf und jede Zelle nimmt nun amoebenartige Bewegung an (Fig. 36, M). Bei der Berührung verschmelzen diese Zustände zu Plasmodien.

Was die Ursache der Sclerotienbildung anbetrifft, so macht de Bary für *Didymium Serpula* Fr. und Cienkowski für *Chondrioderma difforme* aufmerksam, dass ein langsames Austrocknen des Substrats von entschiedenem Einfluss auf das Zustandekommen dieser Bildung ist. Wenn de Bary nasse, alte Blätter, welche Plasmodien trugen, über einander schichtete und dieselben in mässig feuchter Atmosphäre hielt, so war die Sclerotienbildung an den zuerst trocknenden Stellen zu constatiren. Doch beobachtete er wie auch Cienkowski andererseits, dass die Entwicklung auf dem Objektträger oft mitten im Tropfen stattfand. Es scheinen also noch andere Bedingungen bei der Formation dieser Zustände maassgebend zu sein.

Wenn im Herbst das Substrat der *Fuligo varians,* die Lohhaufen, sich von aussen nach innen langsam abkühlen, so wandern nach de Bary und Stahl[1]) die Plasmodien in die wärmeren Regionen bis zu oft beträchtlicher Tiefe und contrahiren sich hier zu knotenartigen Massen, die sich in Sclerotien umwandeln. Um im Winter Sclerotien der fraglichen Art aufzufinden, muss man die Lohhaufen nicht selten bis auf mehrere Fuss Tiefe untersuchen. Es könnte hiernach Erniedrigung der Temperatur mit zur Sclerotienbildung führen.

Ihre Lebensfähigkeit scheinen manche Sclerotien monate- ja jahrelang bewahren zu können, so die von *Fuligo varians* etwa 8 Monate.

VI. Physiologische Bedeutung der Capillitien.

Die Capillitien, die, wie wir sahen, den Werth von erstarrten Hyaloplasmamassen, niemals aber den von Zellen besitzen, fungiren als mechanische Elemente (mechanisches System).

[1]) Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884, pag. 190.

Indessen ist ihre mechanische Bedeutung nicht überall dieselbe, vielmehr lassen sich mehrere Typen streng auseinander halten.

1. Die Capillitien der Trichiaceen. Ihre Hohlröhren (Fig. 21) versehen offenbar dieselbe Funktion, wie die Elateren der Lebermoose, nämlich die Ausstreuung der Sporen. Nächst ihrem Baue weist auch ihre auffällige Hygroskopicität mit Bestimmtheit darauf hin. Bringt man z. B. eine *Trichia*, die draussen im Freien feucht und kalt gestanden, ins trockne, warme Zimmer, so sieht man bei schwacher Vergrösserung, wie die zahlreichen Capillitiumröhren die energischsten Drehungs- und Krümmungsbewegungen ausführen, und man möchte fast glauben, einen Behälter voll Anguillulen vor sich zu haben, so lebhaft ist das Durcheinander dieser Gebilde. Lässt man sie nun längere Zeit im trocknen Raume stehen, sodass sie alle Feuchtigkeit verlieren, und befeuchtet sie dann wieder durch Behauchen oder Besprengen, so wiederholt sich jenes Schauspiel. Dass bei solchen energischen Bewegungen die Sporen im Behälter aufgewühlt werden, sich den Röhren anhängen und aus bereits geöffneten Früchtchen nach aussen geschleudert werden, lässt sich durch direkte Beobachtung bei schwacher Vergrösserung leicht feststellen.

Dass die Krümmungen und Drehungen in Quellungsvorgängen einer- und Contractionserscheinungen andererseits ihre Ursache haben, geht auch aus den Versuchen DE BARY's hervor, welcher zeigte, dass in Alkohol liegende *Trichia*-Röhren sich beim Zutritt von Wasser und in Wasser liegende bei Einwirkung von Schwefelsäure oder Kali sich ähnlich verhalten, wie lufttrockne Röhren beim Anfeuchten.

Ob die *Trichia*-Röhren im Stande sind, die intacte Sporocystenwand zu sprengen, bleibt noch zu ermitteln, ist jedoch nicht wahrscheinlich, da die Wandungen der Früchte relativ derb und widerstandsfähig sind.[1]

2. Die Capillitien der Peritricheen (Cribrariaceen, Clathroptychiaceen). Sie bilden ein peripherisches System (vergl. Fig. 19 und 20), das die Bedeutung einer Versteifungseinrichtung besitzt. Ohne diese Einrichtung würde die Sporocystenhaut der Peritricheen unfähig sein, einen genügenden Schutz abzugeben für das Fruchtinnere, insbesondere zu der Zeit, wo der wichtige Prozess der Sporenbildung sich vollzieht. Bei ihrer ausserordentlichen Dünne und Zartheit würde sie zerreissen oder collabiren, und dabei wären Störungen, wie sie im ersteren Falle durch unmittelbaren Luftzutritt zu dem in Sporenbildung begriffenen Plasma, im letzteren Falle durch Druck und Verschiebungen jedenfalls hervorgerufen würden, nicht zu vermeiden.

Ferner ist nicht ganz unbeachtet zu lassen, dass die Engmaschigkeit des Dictydien- und Cribrarien-Gerüstes (vergl. Fig. 19 und 20) ein gleichzeitiges Ausfallen der Sporenmassen verhindert und eine allmähliche Dispersion derselben herbeiführt. Das System der Cribrariaceen wirkt also wie ein feines Sieb.

3. Die Capillitien der Stereonemeen (Calcariaceen, Amaurochaetaceen)[2] (vergl. Fig. 12, IV; 13, B; 15, III; 16, B; 18). Sie sind im Innern der Frucht ausgespannt, wie die Zellstoffbalken in der Caulerpa und dienen offenbar,

---

[1]) Die Beobachtungen CORDA's und DE BARY's, wonach der bereits abgesprengte Deckel mancher Arten vom Capillitium in die Höhe gehoben wird, sowie die andere, gleichfalls von DE BARY herrührende, dass nach Verletzung der Wandung durch einen feinen Nadelstich, das Capillitium mit einem Ruck aus der Oeffnung hervortritt, beweisen noch nicht, dass die intacte Wandung gesprengt werden kann.

[2]) Vergl. pag. 43.

wie ein Balkengerüst, zur Stütze eines Daches, zur Stütze der Sporocystenhaut, mit der sie stets fest verbunden erscheinen. (Für die Aethalien, z. B. von *Fuligo varians* ist ein solches Stützgerüst, wegen des Druckes, den die über einander gelagerten Früchtchen aufeinander ausüben, noch besonders wichtig). Ob sie nach erfolgter Reifung eine Sprengung der Membran bewirken, bleibt noch näher festzustellen. Doch steht schon nach DE BARY's Beobachtungen fest, dass z. B. Didymien- und Spumarienstränge sich bei Zutritt von Feuchtigkeit strecken (ihre welligen Biegungen abflachen.)

Die mechanische Bedeutung des früher (pag. 48 ff) charakterisirten Arcyrien-Capillitiums bleibt noch näher festzustellen; es scheint einerseits als Sieb zu dienen, andererseits kann wohl kaum geleugnet werden, dass durch die bei der Reife oder nach dem Zerreissen der Sporocystenhaut erfolgende, bereits von DE BARY beobachtete Lockerung des Netzes (die wenigstens bei einigen Arten [*A. nutans, A. incarnata*] in auffälligerer Weise auftritt) ein Verstäuben der Sporen wesentlich befördert wird.

Fast jede Familie der höheren Mycetozoen bietet ein oder mehrere Beispiele von mehr oder minder ausgeprägter Reduktion des Capillitiumsystems.

Abschnitt III.

Systematik.

In der Geschichte der systematischen Erforschung der Mycetozoen bezeichnet das Erscheinen von ELIAS FRIES's Systema mycologicum (1829) einen Wendepunkt. Bis dahin hatten die Botaniker die hier in Betracht kommenden Organismen den verschiedensten Pilzgruppen (theils den Bauchpilzen, theils den Hymenomyceten, theils den Discomyceten, theils den mucorartigen Pilzen) zugeordnet; sie hatten ausserdem meist nur die fertigen Früchte derselben kennen gelernt und die vegetativen Zustände (Plasmodien) für selbständige Formen gehalten, die sie demnach auch generisch und specifisch unterschieden.

Erst FRIES erkannte, dass die in Rede stehenden Organismen gleichartigen Bau und gleichartigen Entwicklungsgang zeigen, und demgemäss vereinigte er die im System zerstreuten Arten und Genera zu einer besonderen Gruppe, die den Namen *Myxogastres* erhielt. FRIES gewann ferner die Einsicht, dass die vegetativen Entwicklungszustände im Vergleich zu den übrigen Pilzgruppen sehr grosse Eigenthümlichkeiten aufweisen (»Vegetatis maxime singularis et a reliquorum fungorum prorsus diversa«). In Consequenz dieser Erkenntniss hätte er nun die Gruppe von den Pilzen gänzlich abtrennen sollen, allein er glaubte, dass der Bau der fertigen Zustände, soweit er ihn studiren konnte, immerhin pilzähnlich sei und zwar übereinstimme mit dem der Bauchpilze *(Trichogastres)*, und so fasste er denn die *Trichogastres* und *Myxogastres* zur Ordnung der *Gastromycetes* (der Bauchpilze im weiteren Sinne) zusammen.

Die auf Form und Struktur der Früchte gegründete Begrenzung der Genera und Arten wurde von ihm mit bewunderungswürdigem systematischen Takt und Scharfblick ausgeführt, sodass dieselben zum grossen Theil heute noch bestehen.

Er gruppirte die Genera, deren Zahl (19) später (Summa Vegetabilium Scandinaviae) auf 21 erhöht wurde, zu 4 Familien:

I. *Aethalini: Lycogala, Aethalium, Reticularia, Spumaria.*
II. *Physarei: Diderma, Didymium, Physarum, Craterium.*
III. *Stemonitei: Diachea, Stemonitis, Dictydium, Cribraria.*
IV. *Trichacei: Arcyria, Trichia, Perichaena, Licea, Cirrholus.*

Da bei Aufstellung der Genera und Familien nur makroskopische Merkmale des Baues und der Entwicklung in Betracht gezogen werden konnten, so musste selbstverständlich die Charakteristik einseitig und oberflächlich bleiben.

Den richtigen Weg zur Beseitigung dieses Uebelstandes wiesen erst die Untersuchungen DE BARY's, der in seinen »Mycetozoen (1859; 2. Aufl. 1864) eine grosse Reihe von Repräsentanten der verschiedensten Gattungen in eingehendster Weise anatomisch und entwicklungsgeschichtlich behandelte und so die Grundlagen für eine scharfe und allseitige Charakteristik gab. Gleichzeitig war auch WIGAND bestrebt, für ein enger umgrenztes Gebiet (die Arten der Gattungen *Trichia* und *Arcyria*) schärfere anatomische Unterscheidungsmerkmale einzuführen (PRINGSHEIM's Jahrb. III).

Als ein Hauptergebniss der Untersuchungen DE BARY's stellte sich heraus, dass der Entwicklungsgang der Schleimpilze sehr wesentlich von dem der Pilze abweicht und lebhaft an die niederen Thiere erinnert. In Folge dessen trennte DE BARY die Schleimpilze von den Pilzen gänzlich ab und schuf die Bezeichnung »Mycetozoen« für die Gruppe.

Soweit seine Untersuchungen reichten, liessen sich die untersuchten Genera in 4 grössere Gruppen zusammenfassen.

1. Physareen (Gattungen: *Aethalium, Spumaria, Diderma, Leocarpus, Claustria, Carcerina, Angioridium, Didymium, Physarum, Craterium, Tilmadoche, Diachea).*
2. Stemonitis.
3. Trichiaceen *(Dictydium, Cribraria, Arcyria, Trichia, Lachnobolus, Perichaena, Licea).*
4. Lycogala (»an welche sich vielleicht *Reticularia* FR. anschliesst«).

Da die erwähnten Forschungen mehr intensiver als extensiver Natur waren, so blieben zahlreiche Genera und Arten noch einer näheren vergleichenden Untersuchung zu unterwerfen und eine grössere Ausgliederung des Systems übrig. Mit dieser Aufgabe betraute DE BARY einen seiner Schüler, ROSTAFINSKI, der sich derselben eifrig unterzog und auf Grund fast des gesammten in den Sammlungen vorhandenen Mycetozoenmaterials und der gesammten Literatur ein detaillirtes System ausarbeitete, dessen Hauptgruppen er in seinem »Versuch eines Systems der Mycetozoen« (Strassburg 1873) charakterisirte, während die ausführliche Gesammtarbeit unter dem Titel »Monographie der Schleimpilze« (Paris 1875) erschien. Von dieser polnischen Schrift lieferte COOKE eine Uebersetzung unter dem Titel The Myxomycetes of Great Britain (London 1877), die aber nur die englischen Species enthält.

Das ROSTAFINSKI'sche System gliedert sich wie folgt:

Abth. I. **Exosporeae** *(Ceratium).*
Abth. II. **Endosporeae.**

Unterabth. I. Amaurosporeen. Sporen violett oder braun-violett.
Sect. A. *Atrichae.* Früchte ohne Capillitium.
Protodermeae.

Sect. B. *Trichophorae.* Früchte constant mit Capillitium.

Ord. I. *Calcareae* { *Cienkowskiaceae*, *Physaraceae*, *Didymiaceae*, *Spumariaceae.*

Ord. II. *Amaurochaeteae* { *Stemonitaceae*, *Enerthenemaceae*, *Amaurochaetaceae*, *Brefeldiaceae*, *Echinosteliaceae.*

Unterabth. II. Lamprosporeae. Sporen verschieden gefärbt, niemals violett.

Sect. A. *Atrichae.* Früchte ohne Capillitium.

Ord. I. *Anemeae* { *Dictyosteliaceae*, *Liceaceae*, *Clathroptychiaceae.*

Ord. II. *Heterodermeae.* — *Cribrariaceae.*

Sect. B. *Trichophorae.* Früchte stets mit Capillitium.

Ord. I. *Reticularieae.* — *Reticulariaceae.*

Ord. II. *Calonemeae* { *Trichiaceae*, *Arcyriaceae*, *Perichaenaceae.*

Gewisse neuere Untersuchungsresultate, und die auf Grund eigener Untersuchungen gewonnene Einsicht, dass einige Gruppen auf zu äusserliche Merkmale (Sporenfärbung) basirt sind, machten Aenderungen in ROSTAFINSKI's System nöthig, bei denen ich einen grösseren Werth auf das »mechanische System« legen zu müssen glaubte.

Versuch einer Uebersicht der Hauptgruppen.

A. **Monadineae.** Meist Hydrophyten, z. Th. Schmarotzer. Zoocystenform meist vorhanden. Plasmodien fehlend oder auf niederer Entwicklungsstufe stehend.

I. *M. azoosporeae* Z. Zoocysten amoebenerzeugend. Schwärmer fehlend.

1. Vampyrelleen. 2. Bursullineen. 3. Monocystaceen.

II. *M. zoosporeae* CIENK. Zoocysten Zoosporen erzeugend.

1. Pseudosporeen. 2. Gymnococcaceen. 3. Plasmadiophoreen.

B. **Eumycetozoa** Luftbewohner; niemals Parasiten. Zoocystenform stets fehlend. Plasmodienform nie fehlend, meist wohl entwickelt. Fructification im Allgemeinen hoch entwickelt.

I. Sorophoreen. Schwärmerbildung fehlend. Pseudoplasmodien (Aggregatplasmodien). Fructification in Soris.

1. Guttulineen. 2. Dictyosteliaceen BREFELD.

II. Endosporeen. Schwärmerbildung vorhanden. Echte Plasmodien (Fusionsplasmodien). Fructification nicht in Soris. Sporenbildung in Sporocysten. Capillitiumbildung.

1. Peritricheen. Capillitium peripherisch, aus Stereonemen gebildet.

1. Clathroptychiaceen ROST. 2. Cribrariaceen ROST.

2. Endotricheen. Capillitium das Innere der Frucht durchziehend.

A. Stereonemeen. Capillitien aus Stereonemata gebildet.

1. Calcariaceen ROST. 2. Amaurochaetaceen ROST.

B. Coelonemeen. Capillitium aus Coleonemata gebildet.

1. Trichiaceen Rost. 2. Arcyriaceen Rost. 3. Reticulariaceen Rost. 4. Liceaceen Rost. 5. Perichaenaceen.

III. Exosporeae Rost. Schwärmerbildung vorhanden. Echte Plasmodien. Sporen auf basidienartigen Trägern gebildet.

Erste Abtheilung.

Die Monadinen (Monadineae).[1]

Wenn wir Monadinen und Eumycetozoen bezüglich der Entwicklungsstadien in Vergleich bringen, so ergiebt sich, dass die Schwärmerform die Amoebenform, die Plasmodienform und die Fructification in Sporocysten oder freien Sporen (von den Hypnocystenbildungen zu schweigen) beiden Gruppen vollkommen gemeinsam sind, dass dagegen die Zoocystenform (sei es die Schwärmer-, sei es die Amoeben-erzeugende) ausschliesslich in der Monadinengruppe gefunden wird. Im Allgemeinen hat die Plasmodienform bei den Monadinen noch nicht den Werth eines unentbehrlichen Gliedes im Entwicklungsgange erlangt, den sie bei den Eumycetozoen ohne Zweifel besitzt[2]. Nur bei den höheren Monadinen *(Enteromyxa, Protomyxa, Myxastrum, Plasmodiophora, Tetramxya)* scheint sie bereits constant geworden zu sein. Wo Plasmodien vorkommen, treten sie in meist mikroscopischer Kleinheit und im Allgemeinen in einfacherer Form auf, als bei den Eumycetozoen. Was die Biologie der letzteren anbelangt, so sind ihre Repräsentanten zum grossen Theil Hydrophyten (Süss- und Meerwasserbewohner) meist mit facultativem, seltener mit strengem Parasitismus, der sich zumeist an Algen, minder häufig an Pilzen, höheren Pflanzen oder selbst an ihres Gleichen geltend macht[3]. Manche Arten zeigen voranten Charakter. Für die Eumycetozoen in dem hier festzuhaltenden Sinne dagegen ward seither kein einziger Fall von Parasitismus constatirt.

Unter den Monadinen giebt es eine Anzahl, bei welchen die vegetative Entwicklung ihren Ausgangspunkt von der Schwärmerform nimmt. Sie mögen in Anwendung der Cienkowski'schen Bezeichnung als *Monadineae zoosporeae* benannt werden, eine andere Anzahl besitzt diese Form nicht; sie sollen als *Monadineae azoosporeae* unterschieden werden. Bevor man die wahre morphologische und biologische Bedeutung erkannte, was in erster Linie Cienkowski zu danken ist, hielt man gewisse Entwicklungsformen gewisser parasitischer Monadinen für integrirende Entwicklungsglieder derjenigen Algen, in denen sie gefunden wurden. Namentlich waren es gewisse *Monadineae zoosporeae (Pseudospora parasitica* und andere *Pseudospora*-Arten, sowie *Gymnococus Fockei* und *Pseudospora*

---

[1]) Ich stand vor der Alternative den Cienkowski'schen Namen »*Monadineae*« oder den von Klein gewählten »*Hydromyxaceae*« (Wasserschleimlinge) zu adoptiren; ich habe mich für die erstere Bezeichnung entschieden, weil sie einerseits die Priorität hat, andererseits längst eingebürgert ist. Sie kann nicht, wie Klein meint, Missverständnisse hervorrufen, weil sich die Gruppe scharf definiren lässt, und weil den alten verworrenen Begriff »Monaden« an den man erinnert wird, heutzutage kaum noch Jemand in Anwendung bringen wird. Ueberdies darf auch nicht unbeachtet bleiben, dass der Klein'sche Name zu eng gefasst erscheint, insofern manche Monadinen nicht Wasserbewohner sind und die Zahl derselben, wie ich auf Grund eigener Beobachtungen bestimmt vermuthe, sich im Laufe der Zeit noch vergrössern dürfte.

[2]) Vergleiche das im morphologischen Theile unter »Plasmodium« Gesagte.

[3]) Man vergleiche die in der Einleitung gegebene Tabelle.

Bacillariacearum) welche von Meyen[1]), Pringsheim[2]), Focke[3]) und Anderen für Entwicklungszustände von gewissen Spirogyren, Oedogonien und Bacillariaceen gehalten wurden. Erst Cienkowski[4]) hat in überzeugender Weise die Unhaltbarkeit dieser Ansicht dargelegt durch den Nachweis der parasitischen Natur der erstgenannten *Pseudospora*-Arten; für *Gymnococcus Fockei* und *Pseudospora Bacillariacearum* werde ich selbst zeigen, dass sie gleichfalls Schmarotzer sind, welche den Inhalt der Bacillariaceen aufzehren.

I. Monadineae azoosporeae Zopf.

Von Entwicklungsformen treffen wir an 1. die Amoebenform, 2. die Plasmodienform, 3. amoebenbildende Zoocysten *(Zoocystae amoebiparae)* und 4. Dauersporen erzeugende Cysten (Sporocysten).

Doch besitzt der Entwicklungsgang diese Ausdehnung nicht überall. So kann bei gewissen *Monadineae zoosporeae* die Bildung von amoebiparen Zoocysten vollständig unterbleiben, bei anderen werden statt Dauersporen erzeugender Cysten nur nackte Sporen erzeugt. Die Plasmodienbildung ist durch Sorokin, Klein und Cienkowski bereits für eine ganze Anzahl von Arten nachgewiesen und dürfte vielleicht auch bei den übrigen vorkommen.

Familie 1. Vampyrellaceae Zopf.

Ihre Repräsentanten sind sämmtlich Hydrophyten, welche sich von lebenden oder todten niederen Organismen (Algen, Pilzen, Monadinen, Protozoen etc.) ernähren. Von Entwicklungsformen kennt man das Amoebenstadium, das Plasmodienstadium (bei Vampyrellidium, einigen Vampyrellen und Endyomena nicht bekannt), das Amoeben erzeugende Zoocystenstadium und endlich die Dauersporen erzeugenden Cysten, an deren Stelle bei Vampyrellidium einfache nackte Dauersporen gebildet werden.

Genus 1. *Vampyrellidium* Z.

Als Hauptmerkmale gegenüber dem Genus *Vampyrella* sind folgende Momente hervorzuheben: 1. die beiden Formen der Fructification (Zoocysten [Fig. 37, B a] und Dauersporenform (Fig. 37, D) zeigen morphologisch keinerlei wesentliche Differenzen, nur sind erstere zartwandiger. 2. Die Dauerspore entsteht nicht innerhalb einer besonderen Haut, sondern als freie Spore. (In diesen beiden Punkten spricht sich eine gewisse Einfachheit aus.) 3. Zoocysten und Dauersporen keimen stets nur mit einer einzigen Amoebe aus. Letztere besitzt im Allgemeinen den gestaltlichen Charakter der typischen Vampyrellen (Actinophrysform) (Fig. 37, A), ein röthliches Pigment mangelt ihr. Die Fähigkeit der Zweitheilung wurde nicht vermisst, eine Plasmodienbildung bisher aber nicht nachgewiesen.

1. *Vampyrellidium vagans* Z.

Dieser Organismus, den ich bei Berlin und Halle auffand, kann als gefährlicher Algenfeind auftreten. Er zerstört die Colonien oscillariaceenartiger Spalt-

---

[1]) Pflanzenphysiologie. Bd. III.

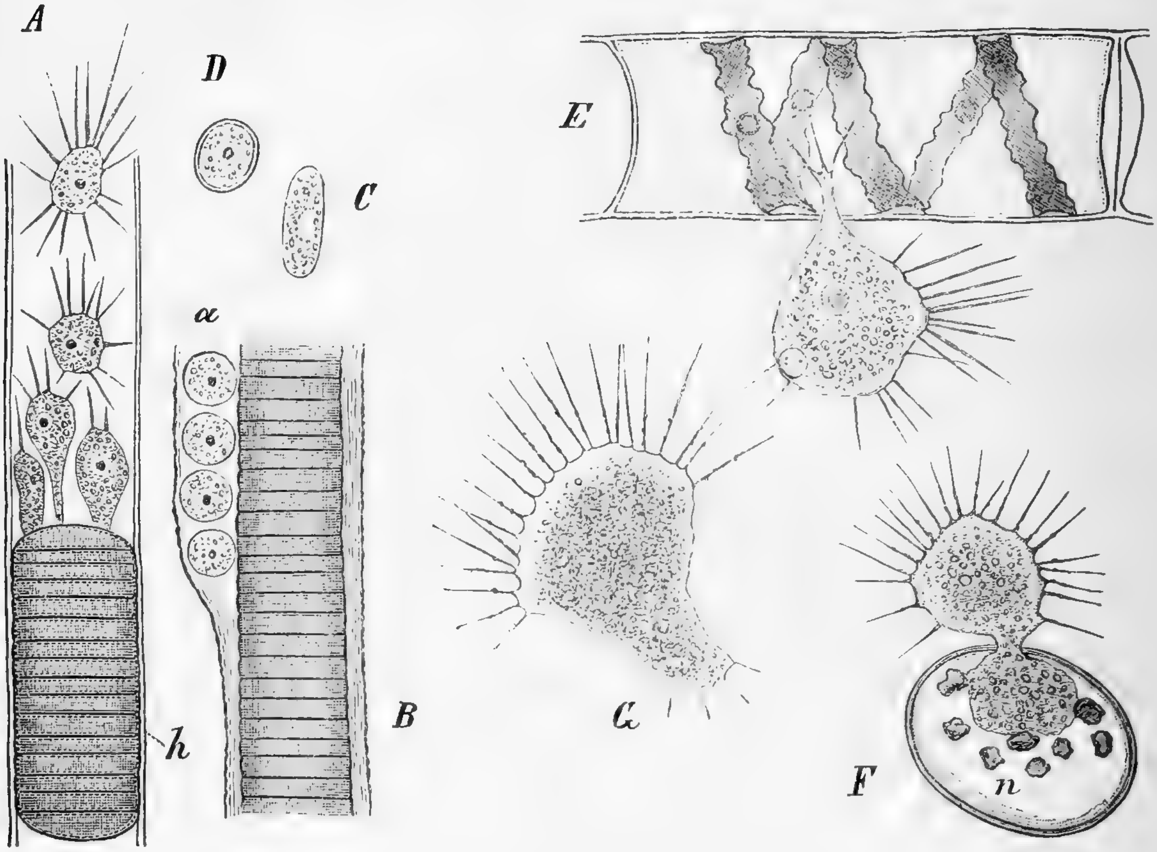
[2]) Algologische Mittheilungen in Flora 1852, pag. 465.

[3]) Physiologische Studien. Heft II, pag. 43. Tab. VI. Fig. 24—30.

[4]) Die Pseudogonidien (Pringsh. Jahrb. 1858, pag. 371) und Beiträge zur Kenntniss der Monaden (Max Schultzes Archiv I, pag. 203).

algen, speciell gewisser Lyngbyen[1]), deren Fäden er das ganze Jahr hindurch bewohnt.

In den Scheiden dieser Pflanzen, besonders in den weitlumigen, siedelt sich



(B. 483.) Fig. 37.

A — C 540 fach. *Vampyrellidium vagans* Zopf. A Stück eines *Lyngbya*-Fadens. In der Scheide steckt ein kurzes Hormogonium h. Drei Amoebenzustände des Parasiten haben eben die scheitelständigen Zellen des Hormogon's angebohrt mittelst eines dicken Pseudopodiums, 2 andere zeigen die Actinophrysform. B, Ein Faden derselben *Lyngbya* mit gequollener Scheide. Zwischen ihr und dem Hormogon sitzen bei a einige in den Zoocysten-Zustand übergegangene Amoeben. C Eine gestreckt-ellipsoïdische Zoocyste. D Eine Dauerspore. E—F 300 fach. *Vampyrella Spirogyrae* Cienk. E Eine Spirogyrenzelle, in welche soeben eine junge Amoebe ein dickes Pseudopodium hineingetrieben. F Eine Zoocyste, welche 2 Amoeben enthielt, die eine ist eben im Austreten begriffen, die andere bereits ausgeschlüpft (G). Bei n die unverdauten klümpchenförmigen Chlorophyllreste, welche die Amoeben vor dem Austritt ausgestossen haben.

das Mycetozoum meistens heerdenweis an und zwar in der Amoebenform (Fig. 37, A). In langen Fäden sah ich oft 50—100 und mehr dieser Zustände bei einander. Ihr zunächst hyaliner Plasmakörper erscheint frei im Wasser schwimmend kugelig, lange feine Pseudopodien nach allen Seiten hin aussendend. In den Scheiden umherkriechend ändern die Amoeben stetig ihre Form, wobei sie birnförmig, keulig, ellipsoïdisch, cylindrisch, lang-spindelig etc. erscheinen können. Um den deutlichen Kern sieht man einen hellen Hof, um diesen gelagert feinkörniges und peripherisch Pseudopodien entsendendes Hyaloplasma. Die Amoeben kriechen auf die Hormogonien zu, legen sich dicht an dieselben an und machen ihre parasitische Angriffskraft in der Weise geltend, dass sie

[1]) Die eine *Lyngbya* zeichnete sich durch relativ beträchtliche Dicke ihrer Fäden aus (Diameter etwa 24—32 mikr.) und durch sehr niedrige scheibenförmige Glieder ihrer Hormogonien (die Höhe dieser Glieder betrug nur 4—6 mikr.) Die andere *Lyngbya* war etwa nur halb so dick, mit höheren Gliederzellen der Hormogonien.

mittelst eines dicken Pseudopodiums die Zellmembranen durchbohren (Fig. 37, A) und mittelst feinerer Verzweigungen desselben den blaugrünen Inhalt in ihren Körper hineinziehen, ganz nach Vampyrellenart; schliesslich werden auch die Membranen der Wirthszellen von ihnen aufgelöst. Bisweilen greifen die Amoeben die Hormogonien nicht bloss vom Pole aus an, sondern auch von der Seite, nachdem sie sich zu mehreren bei vielen zwischen Hormogonien und Scheide gedrängt haben, letztere häufig etwas ausweitend.

Von der aufgenommenen Nahrung erscheinen die Amoeben ganz grün tingirt, mit verdecktem Kern und nicht unbedeutend vergrössert. Bei der Verdauung wird das Phycochrom ins Gelbe verfärbt und schliesslich ganz entfärbt. Nicht selten geschieht es, dass ein noch intactes Hormogonium sich in Bewegung setzt und mit einem Schub die Scheide von den Parasiten säubert. So gelangen die Amoeben ins Wasser, um von hier aus zu neuen Fäden hinzuschwimmen oder sich zu encystiren.

Haben sich die Amoeben hinreichend ernährt, so ziehen sie ihre Pseudopodien ein und umgeben sich mit einer zarten, farblos und glatt bleibenden Membran. So werden sie zu Zoocysten (Fig. 37, B a). In weitlumigen Scheiden erhalten sie Kugelgestalt; in englumigen dagegen nehmen sie mehr oder minder gestreckt-ellipsoïdische (C) bis cylindrische Form an. Ihre Grösse ist wechselnd. Der Inhalt zeigt einen meist deutlichen Kern, um diesen hyalines homogenes Plasma und ringsum ist Reserveplasma in Form stark lichtbrechender, dicht gelagerter Körnchen vorhanden. Bei der Keimung schlüpft eine einzige Amoebe an beliebiger Stelle aus. Man findet die Zoocysten oft zu vielen Dutzenden in den entleerten Scheiden, hie und da auch zwischen Hormogonien und Scheide gelagert (Fig. 37, B, bei a), wobei letztere natürlich mehr oder minder starke Weitung erfährt, und die betreffende Fadenstelle fast gallenartiges Aussehen gewinnt. Die schliesslich sich bildenden Dauersporen (Fig. 37, D) unterscheiden sich von den Zoocysten nur durch eine etwas dickere Membran. Sie bilden bei der Keimung gleichfalls eine einzige Amoebe. Wie das Experiment lehrt, ist das Mycetozoum keineswegs streng an blaugrüne Algen gebunden. Bringt man nämlich Saprolegniarasen in die Culturen, so wandern die Amoeben in die vegetativen Schläuche sowohl, als in die Oogonien und Antheridien hinein, nähren sich vom Inhalt dieser Organe und bilden in ihnen schliesslich auch Dauersporen.[1]) Wenn ich ferner lebende oder todte Pinuspollen in jene Algen-Culturen einführte, so krochen die Amoeben auch in diese hinein, um den Inhalt aufzuzehren und sich daselbst zu encystiren. Ein gleiches Resultat erhielt ich mit Vaucherien-Schläuchen, mit Sporen eines Cylindrospermum und mit todten Würmern (Anguillulen). Das *Vampyrellidium* ist also wie auch sein Speciesname ausdrücken soll, keineswegs wählerisch in seinen Substraten und ebensowohl zu saprophytischer, als parasitischer Lebensweise befähigt.

An *Vampyrellidium* schliesse ich fragweise an folgende beiden Gattungen:

Genus 2. *Spirophora* Z.

Die Amoebenform (Fig. 3, III IV) besitzt wenige radiär gestellte an der Basis dicke, am Ende oft zierlich spiralig gekrümmte Pseudopodien und einen unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht wahrnehmbaren Kern. Plasmodien-

---

[1]) In meiner Mittheilung: Ueber Parasiten in den Oogonien und Antheridien der Saprolegniaceen (Bot. Centralblatt Bd. XII, 1882, pag. 356) ist der Parasit mit in Betracht gekommen. Einen Namen gab ich dort noch nicht, sondern sprach nur von (grossen) Amoeben.

bildung fehlend oder doch bisher noch niemals constatirt. Von Fructificationsformen kennt man nur nackte Sporen.

1. *Spirophora radiosa* PERTY.

Sie lebt in Algenculturen. Ich beobachtete sie häufig zwischen Spaltalgen (*Tolypothrix*, *Glaucothrix*) von deren Fadenstücken sie sich nährte. Man hat zwei Entwicklungszustände zu unterscheiden: die Amoebenform und die Dauersporenform. Bisher war nur die erstere bekannt, die jedenfalls identisch ist mit dem, was PERTY *Amoeba radiosa*[1]) nannte (= *Dactylosphaera radiosa* HERTWIG?) Frei im Wasser schwimmend zeigt der Plasmakörper Kugelform, nimmt aber beim Kriechen auf festem Substrat flache Form an. Von dem Plasmakörper strahlen mehrere stielrunde Pseudopodien aus, die sich zu bedeutender Länge ausstrecken und aus dicker Basis sich allmählich oder plötzlich zu dünnen Fäden verjüngen (Fig. 3, III IV). Sie zeigen in der Regel das Bestreben, an den Enden sehr regelmässige Spiralkrümmungen anzunehmen (Fig. 3, III IV), eine Eigenthümlichkeit, die meines Wissens für andere Monadinen bisher nicht bekannt ist. (In Bezug auf ihren geringen Querdurchmesser und die relativ geringe Höhe der Windungen zeigen die Spiralen eine gewisse Aehnlichkeit mit Spirochaetenformen der Spaltpilze). Die Pseudopodien schwingen oft pendelartig hin und her. Man beobachtet ferner häufig, wie ein langes Pseudopodium sich mit seinem Ende an irgend einen Gegenstand festheftet und nun der Amoebenkörper um die Anheftungsstelle rotirt, ähnlich einem am Faden befestigten Ball, dessen freies Ende man mit der Hand festhält. Die Dauersporen entstehen dadurch, dass der Plasmakörper sich abrundet und mit Membran umhüllt, die Ingesta werden vorher ausgestossen. Es scheint aus der Dauerspore immer nur wieder eine Amoebe hervorzugehen.

Genus 3. *Haplococcus* ZOPF.

Die Fructification tritt auch hier in zwei Formen auf, doch tragen die Zoocysten (Fig. 10, IV), insofern einen eigenthümlichen Charakter, als besondere Austrittsstellen für die Amoeben geschaffen werden, indem an einzelnen Punkten die Membranverdickung unterbleibt und hier bei der Reife eine Auflösung erfolgt. Ueberdies sind nackte, d. h. nicht in Sporocysten gebildete Dauersporen vorhanden, und hierin stimmt das Genus mit *Vampyrellidium* überein. Bisher kennt man nur einen Repräsentanten.

1. *Haplococcus reticulatus* ZOPF.[2])

In biologischer Beziehung unterscheidet sich dieser Organismus von allen übrigen Vampyrelleen durch den Umstand, dass er sich im Körper von Thieren und zwar der Schweine ansiedelt, wo er zwischen den Muskelfasern gefunden ward. Seine Zoocysten stellen relativ kleine (etwa 16—22 μ im Durchmesser haltende) vollkommen oder nahezu kugelige Körper dar. Ihre Membran ist glatt, schwach verdickt und daher deutlich doppelt contourirt, mit Ausnahme von 3 oder mehreren kreisförmig umschriebenen Stellen, welche stets unverdickt bleiben und als flache Papillen ein wenig über den Contour des Behälters vorspringen (Fig. 10, IV b). In dem anfangs feinkörnigen Plasma tritt zur Reifezeit ein

[1]) Vergl. AUERBACH, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. VII.

[2]) Ueber einen neuen Schleimpilz im Schweinekörper *Haplococcus reticulatus* Biol. Centralbl. 1883. Bd. III. Nr. 22. — Sitzungsberichte des botan. Vereins d. Provinz Brandenburg. Juni 1882.

Zerklüftungsprozess ein, der zur Bildung von mehreren (etwa 6—15) Plasmaportionen führt. Zunächst pflastersteinartig aneinander gelagert, runden sie sich später gegen einander ab, nehmen amoeboide Bewegungen an und schlüpfen endlich als Amoeben aus. Ihre Austrittsstellen entsprechen den erwähnten, verdünnten und schwach vorgewölbten Membrantheilen, die allmählich bis zur völligen Auflösung vergallerten.

Die Dauersporen stellen Kugeln oder Tetraeder mit starkgerundeten Flächen und Kanten dar und zeigen einen Durchmesser von etwa 25—30 mikr. Die kugeligen waren glatt, die anderen mit leistenartigen Erhabenheiten besetzt, die zahlreiche, in ziemlich grosser Regelmässigkeit auftretende, polygonale Maschen bildeten. Sie waren in Bezug auf die Skulptur dorsiventral gebaut; denn während die Bauchseite nur Netzform zeigte, fanden sich auf der Rückseite ausserdem 3 im Scheitel zusammenstossende, den Kanten des gerundeten Tetraeders entsprechende, lange, kräftige Rippen. Im Inhalt der reifen Spore sieht man meist einen grossen Tropfen von Reserveplasma. Die Auskeimung der Sporen und das weitere Verhalten der Amoeben bleibt noch zu ermitteln.

Ausser dem Umstande, dass die Muskelfasern durch die Einlagerung des Parasiten theilweis aus ihrer Lage gebracht, z. Th. zusammengedrückt wurden, habe ich keine auffälligen Einflüsse bemerkt, wie denn auch die Fleischstücke, in denen der Schmarotzer reichlich vorhanden war, durchaus gesundes Aussehen zeigten. Soweit ich in Erfahrung bringen konnte, scheinen die Schweine in keinerlei besonderer Weise belästigt zu werden.

Wahrscheinlich nehmen die Schweine den Parasiten mit der Nahrung auf die sie aus Schmutzlocalitäten herauswühlen.

Genus 4. *Vampyrella* Cienk.

Die bisher bekannten Repräsentanten dieses Genus sind sämmtlich Bewohner von Süsswasser- und Meeresalgen, welche jedoch nur den Gruppen der Bacillariaceen, Conjugaten und Chlorophyceen (Confervaceen, Cladophoreen, Oedogoniaceen, Palmellaceen, Euglenaceen) angehören. Alle Arten nähren sich vom Inhalt lebender Zellen, insbesondere von Stärke und von Chlorophyll, das bei der Verdauung zu roth- oder gelbbraunen Ballen verarbeitet wird. Ein Theil des veränderten Chlorophylls wird gelöst und färbt vegetative wie fructificative Zustände mehr oder minder intensiv ziegelroth, orangeroth, rosenroth oder seltener gelblich bis bräunlich.

Die Amoebenzustände sind relativ gross, meist actinophrysartig (Fig. 3, V, Fig. 37, G), mit langen, bei den meisten Arten körnchenlosen Pseudopodien sich bewegend, selten mit breitem Saume von Hyaloplasma. Bei allen Arten ist ein deutlicher, relativ grosser Kern nachweisbar, doch wird derselbe durch Chlorophyll, Stärke etc. leicht verdeckt. Neuerdings haben Sorokin und Klein sowohl Zweitheilung der Amoeben, als auch Verschmelzung derselben zu Plasmodien und Theilbarkeit der letzteren nachgewiesen. Doch bleiben die Plasmodien, da sie meist nur aus 2—4 Amoeben entstehen, klein.

Die Nahrungsaufnahme findet entweder in der Weise statt, dass jene vegetativen Zustände das Nährsubstrat, wenn es von nur kleinen, einzelligen Pflänzchen (Bacillarien, Desmidien, Euglenen etc.) gebildet wird, umfliessen und dann erst durch die Membran hindurch Pseudopodien ins Innere senden, oder in der Art, dass die vegetativen Stadien sich an die Algenzellen ansetzen, die Membran nur an einem Punkte mittelst eines dicken Plasmafort-

satzes durchbohren und von diesem aus feinere Pseudopodien entwickeln, die den Inhalt der Wirthszelle zusammen-, und in den Plasmakörper hineinziehen.

Die Cysten sind mit einfacher (Fig. 10, I, Fig. 38, I—VI) oder doppelter (Fig. 10, II, V, Fig. 11, III, VI) oder mehrfacher (Fig. 11, IV) Haut versehen.

In den Zoocysten werden eine, oder durch Theilung des Inhalts 2 bis 4, selten mehr Amoeben erzeugt. Besondere Austrittsstellen sind nicht vorhanden. Das Ausschlüpfen erfolgt in der Regel gleichzeitig an so viel Punkten, als Amoeben gebildet sind, da jede derselben sich eine Oeffnung durch die Membran bohrt. Die in Form brauner Ballen vorhandenen unverdauten Nahrungsreste werden vor dem Ausschlüpfen ausgeschieden und bleiben in der Zoocyste zurück (Fig. 37, Fn). In den Sporocysten werden die Dauersporen der Regel nach in der Einzahl erzeugt, und zwar nachdem der plasmatische Inhalt sich unter Abscheidung unverdauter Nahrungsreste ein oder mehrere Male contrahirt und dabei jedesmal eine Haut abgeschieden hat. In dem dunkelrothen Inhalt der Sporen findet sich meist Reserveplasma in Form von dicht gelagerten Tröpfchen aufgespeichert. Bezüglich des Modus der Keimung der Spore fehlen noch Untersuchungen.

Ausser den Sporo- und Zoocysten kennt man für einzelne Arten noch Hypnocysten.

1. *Vampyrella Spirogyrae* Cienkowski.[1])

Sie lebt ausschliesslich an Spirogyren. Ihre relativ grossen ziegelrothen Amoeben tragen im Allgemeinen actinophrysartigen Charakter (Fig. 37, E G) und zeigen in ihren Pseudopodien Körnchenbewegung. Fusion der Amoeben ward noch nicht beobachtet. Die Amoebe setzt sich an die Algenzelle an, durchbohrt deren Wandung (Fig. 37, E), sendet Pseudopodien ins Innere und zieht mittelst derselben Chlorophoren, Stärke und Kerne in ihren Plasmakörper hinein. Hat sie die Zelle ausgeplündert, so kriecht sie weiter, um eine zweite, dritte Zelle etc. anzubohren. Endlich nach reichlich aufgenommener Nahrung geht sie den Zoocysten-Zustand (Fig. 10, I, II, III) ein, in welchem zunächst die Nahrung verdaut und das Chlorophyll dabei in eine rothbraune Masse verwandelt und in unregelmässige Klümpchen zusammengeballt wird. Später theilt sich das ziegelroth gewordene Cystenplasma in 2—4 Theile, die als Amoeben an verschiedenen Punkten die Cysten verlassen (Fig. 10, I). Häufig kommt es vor, dass innerhalb der primären Cystenhaut eine nochmalige Contraction des Plasmas mit Bildung einer secundären Haut zu Stande kommt (Fig. 10, II, III). Die Gestalt der Zoocysten ist gewöhnlich kuglig oder ellipsoidisch, selten unregelmässig.

Durch Cienkowski, der den Entwicklungsgang zuerst feststellte, sind auch die Sporocysten (Fig. 11, III, IV) bekannt geworden. Sie entstehen wie die Zoocysten, nur erfolgt in der Regel 2 bis mehrfache Contraction des Plasmainhaltes, begleitet von den entsprechenden Membranbildungen. Nicht selten findet man den Dauercystenapparat bestehend aus der Dauerspore und noch 4 diese umschachtelnden Häuten. So in Fig. 11, IV, wo die äusserste Haut sehr zart, die nächste dicker, die dritte wiederum sehr zart und morgensternartig configurirt, die vierte wieder dick und glatt erscheint.

---

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Monaden (Max Schultze's Archiv f. mikr. Anatomie I, pag. 218.)

2. *Vampyrella pendula* CIENKOWSKI.

Als Substrat dienen dieser zuerst von CIENKOWSKI[1]) näher untersuchten Art besonders Oedogonien, hin und wieder auch Bulbochaeten und Conferven. Die Amoeben tragen etwa den gestaltlichen Charakter derer von *V. Spirogyrae* (Fig. 3, V), doch unterscheiden sie sich durch den Mangel der Körnchen-Bewegung in den Pseudopodien. Sie durchbohren die Membran ihrer Wirthszellen und senden einige Pseudopodien hinein, welche Chlorophyll und Stärke heranziehen, sodass der Plasmakörper bald ganz grün erscheint. Auch für diese Art hat KLEIN Verschmelzung von 2—4 Amoeben zu Plasmodien beobachtet. Die Zoocysten, zu denen sich die Amoeben resp. Plasmodien entwickeln, sind von charakteristischer Gestalt; diese Behälter erscheinen nämlich birnförmig mit stielartiger verschmälerter Basis der Nährzelle aufsitzend (Fig. 10, V).

Innerhalb der zarten Cystenhaut contrahirt sich das Plasma im oberen Theile zu der eigentlichen, Kugel- oder Eiform annehmenden zartwandigen Zoocyste, während das Hyaloplasma des Stieles zu einem feinen medianen Strange erstarrt (Fig. 10, V). Je nach der Grösse der Zoocyste entstehen aus dem Inhalt 1—4, in bekannter Weise beide Häute durchbohrende Amoeben.

Der Entwicklungsgang der Dauersporen bildenden Cysten (Fig. 11, VI) stimmt zunächst mit der der Zoocysten überein, nur dass die secundäre Membran stachelige Skulptur annimmt, ein Merkmal, das für die Species charakteristisch erscheint. Innerhalb derselben contrahirt sich das Plasma zur kugligen oder ellipsoidischen, mit doppelt contourirter Membran versehenen Spore, deren Inhalt dunkelziegelroth ist und dicht gelagerte Körner von Reserveplasma enthält.

Unter gewissen (offenbar ungünstigen) Ernährungsbedingungen können nach KLEIN Schwärmer oder auch Plasmodien einen provisorischen Ruhezustand eingehen, indem sie sich abrunden und mit dünner Membran umgeben (Hypnocysten). Die der Amoeben sind natürlich kleiner, als die der Plasmodien. Beim Eintritt günstigerer Bedingungen schlüpft aus ihnen wieder eine Amoebe hervor von gewöhnlichem Charakter.[2]).

3. *Vampyrella variabilis* KLEIN.

Nach KLEIN[3]) lebt diese Art an einer (nicht näher bestimmten) Fadenalge. Ihre Zoocysten zeigen im Gegensatz zu den vorbeschriebenen Arten nach Grösse und Form auffällige Variabilität. Man findet oft ganz unregelmässige, lappige etc. Gestalten (Fig. 10, VIII). Der Durchmesser der Cysten schwankt zwischen etwa 16 und 92 μ. An der dünnen Cystenwand lässt sich durch Jod und Schwefelsäure Blaufärbung hervorrufen. Aus den kleineren Formen tritt der ziegelrothe Inhalt als eine einzige Amoebe aus; den grösseren entschlüpfen 2—4, den grössten selbst bis 10 Amoeben nach dem bekannten Modus. Die Amoeben sind relativ klein (meist 0,012 Millim.), actinophrysartig, ohne Körnchenbewegung. Wie KLEIN durch direkte Beobachtung constatirte, fusioniren sie zu zwei und

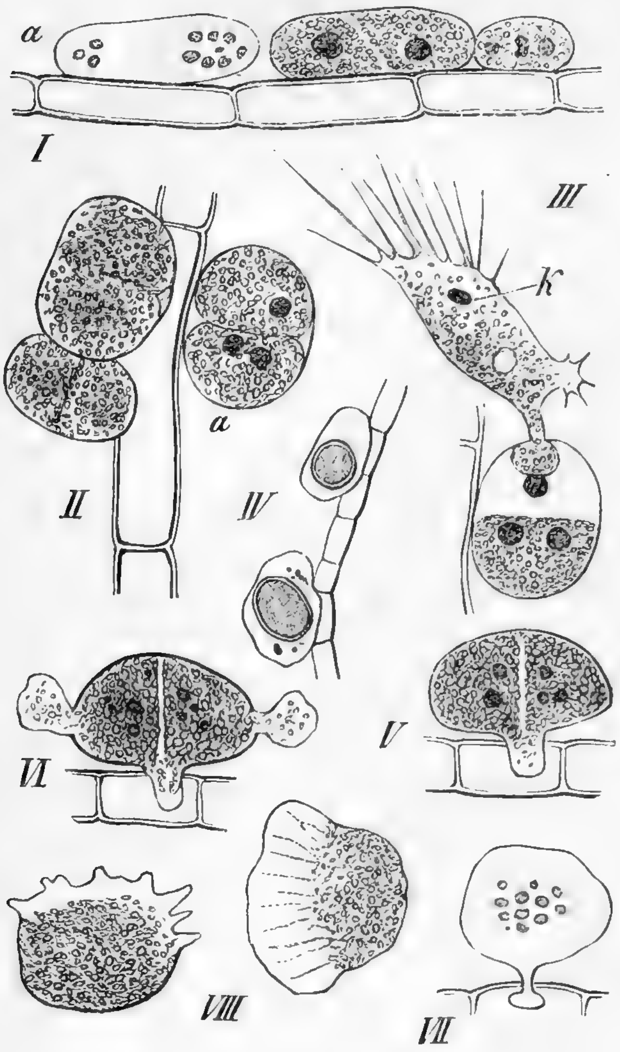
---

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Monaden, in MAX SCHULTZE's Archiv I, pag. 221. Taf. 13, Fig. 57—63 und pag. 223. — KLEIN, Vampyrella, ihre Entwicklung und systematische Stellung. Botan. Centralblatt. Jahrgang III, 1882. Bd. XI.

[2]) Was KLEIN als *Vampyrella inermis* beschreibt, dürfte eine blosse Varietät der *V. pendula* sein, denn sie weicht im Grunde nur dadurch ab, dass die secundäre Membran der Sporocyste, anstatt morgensternförmig, glatt erscheint.

[3]) KLEIN, Vampyrella, Botan. Centralbl. Bd. XI. pag. 189 u. 257, Taf. I, Fig. 1—33.

mehreren und bilden so unregelmässig-eckige oder lappige Plasmodien, welche sich theilen können. Amoeben wie Plasmodien berauben die Nährzellen ihres Inhalts in derselben Weise, wie *V. Spirogyrae*. Ausserdem kennt man die Sporocysten. Die Dauerspore entsteht durch Contraction des Cysteninhaltes zu einem kugeligen oder ellipsoidischen, mit dicker, feinwarziger Membran sich umgebenden Körper.



(B. 484.) Fig. 38.

I—IV *Vampyrella variabilis* KLEIN. I (600 fach) Stück eines Oedogonium-Fadens mit 3 gestreckten Zoocysten. Die eine (a) hat ihre Amoeben bereits entlassen, in den beiden andern sind sie noch vorhanden. Die dunklen Körper sind Chlorophyllreste. II (700 fach) Stück eines Oedogoniumfadens mit 3 rundlichen Zoocysten; in der einen (a) hat sich der Inhalt zu zwei Amoeben umgebildet. III 700 fach. Dieselbe Zoocyste einige Minuten später. Die eine Amoebe ist im Ausschlüpfen begriffen; eben zwängt sich der hintere Theil ihres Plasmaleibes noch durch die Oeffnung. Die Amoebe zeigt einen amoeboiden länglichen Kern und eine Vacuole. IV 350 fach. Stück eines schmalen Algenfadens mit 2 Sporocysten. V—VIII *Vampyrella pedata* KLEIN. 350 fach. V Zoocyste mit cylindrischem Stiel in der Oedogoniumzelle steckend, Inhalt in 2 Amoeben getheilt. VI die beiden Amoeben im Ausschlüpfen begriffen. VII Entleerte Zoocyste, im Innern die braunen Chlorophyllreste, der Stiel stark eingeschnürt. VIII die für die Art charakteristische Amoebenform; Bewegung mittelst des breiten Hyaloplasmasaumes, lange Pseudopodien fehlen. (Fig. IV—VIII nach KLEIN, die übrigen n. d. Nat.)

4. *Vampyrella pedata* KLEIN.[1])

Sie lebt in Gemeinschaft mit anderen Vampyrellen an Oedogonien. Von ihren fructificativen Zuständen sind bisher nur die Zoocysten bekannt. Letztere zeichnen sich aus durch stielartige, meist in der Einzahl, seltener in Zweizahl auftretende, bald zitzenförmige, bald an der Basis fussartig erweiterte Fortsätze, mit denen sie in den entleerten Wirthszellen stecken bleiben (Fig. 38, V—VII); im Uebrigen sind die Zoocysten etwa von der Form derer von *V. Spirogyrae* (niedergedrückt-kugelig, ellipsoidisch, eiförmig, birnförmig). Ihre Membran wird durch Jod und Schwefelsäure gebläut. Der plasmatische Inhalt der Zoocyste, von meist ziegelrother oder gelbbrauner Färbung, theilt sich in der Regel in 2 Amoeben (Fig. 38, V, VI), welche an den beiden Polen austreten; kleinere Formen entwickeln nur eine Amoebe. Diese Zustände sind gegenüber anderen Vampyrellen durch geringe Entwicklung des Bewegungsapparates ausgezeichnet: der durch lange radial gestellte Pseudopodien hervorgerufene »*Actinophrys*-Charakter« fehlt, die Pseudopodien bleiben kurz oder fehlen ganz, und die Bewegungen werden von einem einseitigen breiten Hyaloplasma-Saume ausgeführt (Fig. 38, VIII).

[1]) Vampyrella CIENK. im Botan. Centralbl. Bd. XI, pag. 204—208 und pag. 259, Taf. IV, Fig. 1—19.

Zu den Oedogonienzellen hingelangt, durchbohren sie mit dickem Fortsatze deren Membran und ziehen Chlorophyll und Stärke in ihren Plasmakörper. (Ohne Zweifel sind HERTWIG und LESSER's *Hyalodiscus rubicundus*[1]), sowie F. E. SCHULZE's *Plakopus ruber*[2]) mit den eben beschriebenen Amoeben der *Vampyrella pedata* identisch, wenn auch die Weiterentwicklung jener Zustände nicht verfolgt wurde. Bildung kugeliger Hypnocysten ward gleichfalls von KLEIN festgestellt, die der Sporocysten aber, sowie auch Plasmodienbildung bisher noch nicht beobachtet. Zur Zeit ist die Art nur aus Ungarn bekannt, aber jedenfalls auch in Deutschland zu finden.

5. *Vampyrella multiformis* ZOPF.

Ich fand diese typisch-vampyrellenartige Species in einer Cultur einzelliger chlorophyllgrüner Algen (Desmidiaceen [Cosmarien] und *Chlamydomonas)*. Die schwach fleischrothen Amoeben, welche actinophrysartige Pseudopodien entwickeln (Fig. 39, A), kriechen in solche Pflänzchen hinein und zehren deren Inhalt auf. Hier bleiben sie entweder liegen und bilden Zoocysten (Fig. 39, B C D E), oder sie durchbohren die Wirthsmembran und encystiren sich ausserhalb der Alge. Bezüglich der Form lassen die Zoocysten eine weitgehende Variabilität erkennen. Die in den Algen entstandenen sind kugelig oder ellipsoïdisch oder meistens die Form der Wirthszellen nachahmend, die frei entstandenen erscheinen in der Regel sehr unregelmässig und von verschiedenster Grösse (Fig. 39, F G H). In ihrem von zarter Haut umgebenen Inhalt sieht man die unverdauten Chlorophyllreste in Form rothbrauner Körnchen oder Klümpchen liegen. Häufig findet man Formen wie Fig. 39, D, wo die Amoebe beim Austritt aus der Wirthszelle zur Zoocyste wurde und daher tief

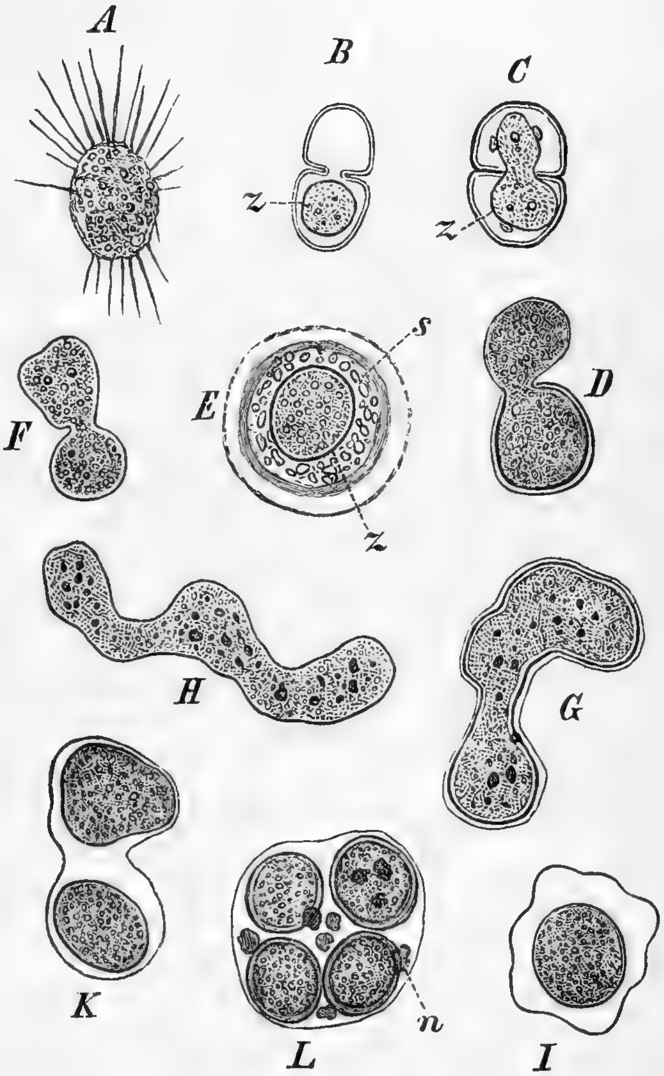


Fig. 39. (B. 485.)

Vampyrella multiformis ZOPF (540 fach). A actinophrysförmiger Amoebenzustand. B C *Cosmarium*-Zellen mit je einer Zoocyste (z). D Hälfte einer Cosmarienzelle mit einer halb im Innern steckenden, halb ausserhalb derselben befindlichen eingeschnürten Zoocyste. E *Chlamydomonas*-Zelle mit einer Zoocyste z im Centrum, die umlagert ist von Stärkekörnern s. F G H unregelmässige, grosse Zoocysten, die dunklen Körner sind braune Nahrungsballen, bei G ist eine secundäre Cystenhaut vorhanden. I Sporocyste mit einer Spore. K Sporocyste mit 2 Sporen. L Sporocyste mit 4 Sporen. n die braunen Nahrungsballen.

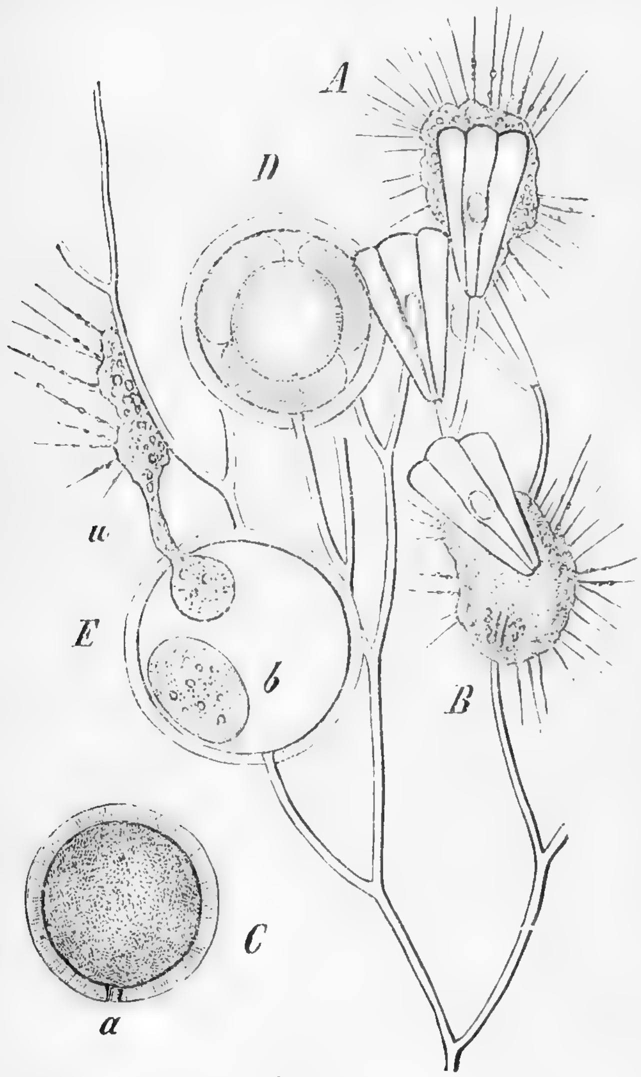
[1]) Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. X, pag. 49.

[2]) Daselbst. Bd. XI, pag. 348.

eingeschnürt erscheint. Ausnahmsweise contrahirt sich das Plasma, um nochmals eine Haut abzuscheiden. Die Sporocysten, in ihrer Form gleichfalls sehr schwankend, entwickeln zwei oder mehrere Dauersporen, indem ihr Inhalt sich in ebenso viele Theile theilt, die nach Ausstossung etwaiger unverdauter Ingesta (Fig. 39, Li) sich abrunden und mit derber Membran umgeben (Fig. 39, K L). Doch sind auch einsporige Cysten (Fig. 39, I) häufig.

6. *Vampyrella polyblasta* Sorokin.[1])

Die Entwicklung geht nach Sorokin von einer actinophrysartigen, rosenrothen Amoebe aus. Wenn sie anderen ihres Gleichen begegnet, so fliesst sie mit ihnen zusammen, ein Act, der sich mehrmals wiederholen kann und zur Plasmodien-Bildung führt. Die Plasmodien nähren sich von Euglenen, deren Chlorophyll sie aufzehren. Schliesslich ziehen sie ihre Pseudopodien ein, umhüllen sich mit Membran und stellen nunmehr Zoocysten dar. Ihr Inhalt theilt sich in Amoeben, die jede an einer besonderen Stelle der Membran ausschlüpfen. Mitunter kriechen die Amoeben in encystirte Euglenen ein, um daselbst kleine Zoocysten zu bilden, deren jede wieder eine Amoebe entlässt. Das Plasmodium kann beim allmählichen Austrocknen der Cultur in zahlreiche Plasmaportionen zerfallen, deren jede sich mit Membran umgiebt. Befeuchtet man solche Zustände wieder, so fliessen sie nach Aufquellung der Wandung von Neuem zum Plasmodium zusammen. Es liegt also hier ein Analogon der Sclerotienbildung der höheren Mycetozoen vor. Auch Mikrocysten sind beobachtet worden, Sporocysten dagegen unbekannt.



(B. 486.) Fig. 40.
Vampyrella Gomphonematis Haeckel. Bäumchenartige Colonie von *Gomphonema devastatum* Haeckel mit verschiedenen Entwicklungszuständen der *Vampyrella*. A B Amoeben, welche die Diatomeen umhüllen, von *Actinophrys*-Form. C Cyste mit noch nicht differenzirtem Inhalt. In der dicken Membran bei a die Stelle, wo die Cyste das Ende eines *Gomphonema*-Stieles umfasste. D eine Cyste, deren Inhalt in 4 Amoeben getheilt ist. E eine Cyste, aus der soeben eine Amoebe ausschlüpft (nach Haeckel).

7. *Vampyrella Gomphonematis* Haeckel.

Biologisch hat dieses von Haeck.[2]) an der norwegischen Küste entdeckte Meeres-Mycetozoum mit folgender Art insofern Gemeinsames, als dasselbe sich gleichfalls von Bacillarien nährt und speciell ein mit verzweigten Gallertstielen versehenes *Gomphonema (G. devastatum* Haeckel) ausplündert.

[1]) Grundzüge der Mycologie, pag. 495—497. Vergl. Just's Jahresbericht 1876.
[2]) Biologische Studien, pag. 162—169. Taf. VI. Fig. 1—4.

Von fructificativen Zuständen kennt man bisher nur eine Cystenform (die Zoocystenform ?) (Fig. 40, CDE). Sie zeigt kugelige Gestalt und eine ziemlich dicke, glashelle, durch Jod und Schwefelsäure sich nicht bläuende Haut. Ihr Durchmesser beträgt meistens 0,06—0,07 Millim. Der hell ziegelrothe, plasmatische, mit Fetttröpfchen durchsetzte Inhalt zerklüftet sich in 4 Portionen, die sich — entgegen der sonst bei Vampyrellen herrschenden Regel — gegenseitig abrunden und tetraedrische Lagerung zeigen (Fig. 40, D). Sie schlüpfen schliesslich als Amoeben aus, die Haut, wie es scheint, nur an einer Stelle durchbohrend (Fig. 40, Eu). Die ihrer Form nach actinophrysartig erscheinenden, in den Pseudopodien Körnchenbewegung zeigenden, ziegelrothen Amoeben kriechen nach benachbarten *Gomphonema*-Zellen hin, umfliessen diese und saugen sie mittelst ihrer Pseudopodien aus. Die entleerten Schalen werden aus dem Körper ausgestossen, die Pseudopodien eingezogen und der Körper rundet sich zur Cyste ab, das äusserste Ende der zuletzt geplünderten *Gomphonema*-Zelle in der Regel umschlossen haltend; daher erscheint die Cystenhaut an dieser Stelle durchbrochen (Fig. 40, Ca).

Zu *Vampyrella* gehört vielleicht auch: *Monadopsis vampyrelloides* KLEIN.[1])

Sie wurde an einer Tetaspora-artigen Alge beobachtet. Ihre Amoeben sind im Vergleich zu anderen Arten sehr klein, blassröthlich gefärbt mit wenigen kurzen spitzen Pseudopodien versehen. Sie umfliessen die Nähralge entweder einzeln, oder mehrere Amoeben die mit einander verschmelzen, hüllen Gruppen der Nährzellen ein und encystiren sich dann. Die Zoocysten erscheinen von geringer Grösse, kugelig oder ellipsoidisch, und sind mit zarter, durch Jod und Schwefelsäure sich bläuender Membran versehen. Ihr Inhalt wird in 2 bis 3 Amoeben getheilt, die sodann an verschiedenen Stellen ausschlüpfen. Sporocysten wurden noch nicht beobachtet.

Genus 5. *Leptophrys* HERTWIG u. LESSER.

Von Entwicklungsstadien sind bekannt 1. die Amoebenform, 2. die Plasmodien, 3. amoebenerzeugende Zoocysten, 4. Dauersporen erzeugende Cysten (Sporocysten). In ihrer actinophrysartigen Gestalt erinnern die Amoeben lebhaft an die Vampyrellen, doch sind sie nicht, wie diese einkernig, sondern vielkernig und wie es scheint frei von contractilen Vacuolen. Ihre Nahrung besteht in lebenden Algen, Monadinen und Protozoen. Sie bemächtigen sich ihrer Beute durch Umfliessen. Bisher ist nur eine Art bekannt:

1. *L. vorax* CIENK.

In Gräben, Moorsümpfen, Teichen, Wasserreservoiren ziemlich häufig auftretend lebt diese von CIENKOWSKI entdeckte und als *Vampyrella vorax* beschriebene[2]) Species von den verschiedensten Algen, insbesondere von (Bacillariaceen (Cocconemen, Epithemien, Naviculen, Synedren etc.) aber auch von Conjugaten (Desmidien) und den verschiedensten Chlorophyceen (Oedogonien, kleinen Coleochaeten, chlamydomonasartigen Palmellaceen, Euglenen etc.) In meinen Culturen wurden selbst die Zoocysten und Sporocysten naher Verwandten (wie z. B. der *Vampyrella pendula* CIENK.), sowie die Ruhezustände von Räderthierchen nicht verschont.

---

[1]) *Vampyrella*, ihre Entwicklung u. systematische Stellung. Botan. Centralblatt Bd. XI, pag. 209 u. 260. Taf. 4. Fig. 20—27.

[2]) Beiträge zur Kenntniss der Monaden: MAX SCHULTZE's Archiv I, pag. 223. Taf. 13. Fig. 64—73.

Die Amoeben (Fig. 3, II, Fig. 4, VII) sind vor den Vampyrellen-Amoeben durch ihre Grösse ausgezeichnet, bald farblos, bald mit einem von verdautem Chlorophyll herrührenden röthlichen Farbstoffe tingirt. Infolge der netzmaschigen Anordnung des Körnchenplasmas erhalten sie ein schaumiges Ansehen (Fig. 3, II, Fig. 4, VII). Innere Anordnung beruht im Wesentlichen auf der Gegenwart zahlreicher, bisher noch bei keiner anderen Monadine beobachteten Paramylumkörner, die dicht nebeneinanderliegend den Plasmakörnchen nur jene maschenartige Anordnung gestatten, und von CIENKOWSKI, HERTWIG und LESSER,[1]) sowie von KLEIN[2]) für Vacuolen gehalten wurden. Die Amoeben sind einerseits der Theilung (Fig. 4, VII) fähig, sowohl vor als nach der Nahrungsaufnahme, andererseits können sie, wie KEIN zuerst zeigte und ich selbst bestätigte, fusioniren.

Amoeben wie Plasmodien umfliessen ihre Opfer und hüllen sie ganz mit ihrem Plasmakörper ein. Längere Algenfäden werden dabei in kurze Stücke zerknickt. Das Chlorophyll der Nährzellen wird allmählich in eine braune, formlose Masse verwandelt, die Stärke aber scheinbar nicht gelöst. Bei Bildung der Zoocysten (Fig. 9, V) seitens der Amoeben oder der Plasmodien werden die z. Th. erst noch vollständig zu verdauenden Nahrungskörper mit eingeschlossen, sowohl kleinere, als grössere, und davon hängt die Form und Grösse dieser Fructificationszustände wesentlich mit ab. Bald erscheinen sie mehr rundlich (kugelig, eiförmig, herzförmig, stumpfdreieckig, viereckig etc.) bald mehr gestreckt (Fig. 9, V), cylindrisch, flaschenförmig, spindelig, bisquitartig etc. Ich fand nicht selten Zoocysten von $\frac{1}{4}$ Millim. Länge. Ihre Haut ist glatt, farblos und zeigt mit Jod und Schwefelsäure Blaufärbung. Der gleichfalls Paramylum (Fig. 9, V p)führende weissröthliche Inhalt theilt sich später in 2—6 Portionen, deren jede an einer anderen Stelle die Membran als Amoebe verlässt.

Die entleerten Cystenhäute umschliessen noch lange Zeit die ausgesogenen Bacillarien, grünen Algen etc.

Aeltere Beobachter haben Bacillarienhaltige Cysten wegen entfernter Aehnlichkeit mit Copulationsstadien von Bacillarien, irrthümlich für Zustände letzterer Art gehalten.[3])

Zum Zweck der Formation der Sporocysten (Fig. 11, III) stossen die Amoeben resp. Plasmodien ihre Einschlüsse stets aus. Sie runden sich dann zum kugeligen oder gestreckten Körper ab, der sich mit dünner Haut umhüllt. Innerhalb derselben contrahirt sich das Plasma zur Kugel oder zum Ellipsoid und umgiebt sich mit derberer Membran, zur Spore werdend. Unter gewissen Verhältnissen wiederholt sich der Vorgang, sodass der ganze Sporocystenapparat besteht aus der zarten äusseren Haut, aus einer derben, oft mit nach innen vorspringenden wärzchenförmigen Verdickungen versehenen inneren Haut, und aus der dunkelziegelrothen derbwandigen Dauerspore (Fig. 11, VII), in deren Inhalt Reservestoffe in Form dicht gelagerter wandständiger Tröpfchen oder Körnchen aufgespeichert liegen.

An *Vampyrella* und *Leptophrys* dürfte sich anschliessen:

---

[1]) Ueber Rhizopoden und denselben nahestehenden Organismen (MAX SCHULTZE's Archiv Bd. X. Supplement pag. 57 ff. Taf. II. Fig. 3. 4.) hier ist die Amoebenform als *Leptophrys cinerea* und *L. elegans* beschrieben.

[2]) *Vampyrella*, ihre Entwicklung und systemat. Stellung, Bot. Centralbl. Bd. 11. pag. 209 u. 260. Taf. 4, Fig. 20—27.

[3]) Vergl. LÜDERS, Bot. Zeitung 1860, pag. 377.

Endyomena polymorpha ZOPF.[1])

Ich habe den Schmarotzer in Berlin, Halle und in Pommern beobachtet. Seine Amoeben sind ein- bis mehrkernig, von sehr wechselnder Grösse und unregelmässiger Gestalt. Sie kriechen in die Scheiden mancher Spaltalgen (Lyngbyen, *Tolypothrix* etc.) hinein, um hier die Hormogonien anzugreifen und gänzlich aufzuzehren. Die unverdaulichen Reste durchsetzen das Plasma der Amoeben in Form kleiner braungefärbter Ballen und werden bei Beginn der Fructification ausgestossen.

Von fructificativen Stadien habe ich bisher bloss die amoebenerzeugenden Zoocysten aufgefunden (Fig. 10, IX—XIII). Dieselben sind zu mehreren bis vielen (oft bis über 20) in eine Reihe gelagert und zeigen sehr wechselnde Grösse und Form. Oft treten sie in zierlich cylindrischer Gestalt auf, den Raumverhältnissen der Scheide sich accomodirend (Fig. 10, IX). Sehr häufig aber weiten sie unter Annahme von bauchigen, keuligen, selbst kugeligen, oder ganz unregelmässigen Formen die Scheide mehr oder minder bedeutend aus (Fig. 10, X), ja sie durchbrechen dieselbe mitunter, seitliche Auswüchse bildend (Fig. 10, XIII).

Kleine Zoocysten enthalten nur 1—2 Kerne, grössere, mehrere bis viele. (Fig. 9, IX.) Sie sind nur nach Abtödtung und Färbung nachzuweisen in Folge ihres sehr geringen Lichtbrechungsvermögens. Mit zunehmendem Alter contrahirt sich das Plasma innerhalb der primären Haut, um eine secundäre Hülle abzuscheiden (Fig. 10, X, XII), und zwar tritt jene Contraction in der Regel am auffälligsten an den Polen auf. Die Auskeimung der Zoocysten zu Amoeben habe ich leider nicht ermitteln können.

Wenn im Laufe der Zeit die Scheiden der Spaltalge vergallerten, so werden die Zoocysten frei, anfangs noch in der Richtung der ehemaligen Scheide gelagert, verschieben sie sich später gegeneinander.

In meinen Culturen wurden die betreffenden Spaltalgen in dem Grade decimirt, dass ihre anfangs schön blaugrünen Häute schliesslich in graubräunliche verwandelt wurden.[2])

Familie 2. Bursullineen ZOPF.

Bezüglich ihrer Lebensweise unterscheiden sie sich von den Vampyrellen darin, dass sie nicht Wasser-, sondern Luftbewohner sind, die zum Substrat Excremente pflanzenfressender Thiere oder sonstige todte Pflanzentheile wählen. Sie besitzen z. Th. Plasmodienbildung und zweierlei Fructification: amoebenbildende Zoocysten und nackte Dauersporen.

Genus 1. *Bursulla* SOROK.

1. *Bursulla crystallina* SOROKIN.[3])

Ihr Substrat sind Pferdeexcremente, an deren Oberfläche sie zunächst in Amoeben erzeugenden Zoocysten fructificirt. Letztere stellen gestielte kugelige oder eiförmige Behälter von ungefähr 15 mikr. dar (Fig. 41, G). Die Länge des Stieles schwankt zwischen der Hälfte und dem Mehrfachen der Cysten-

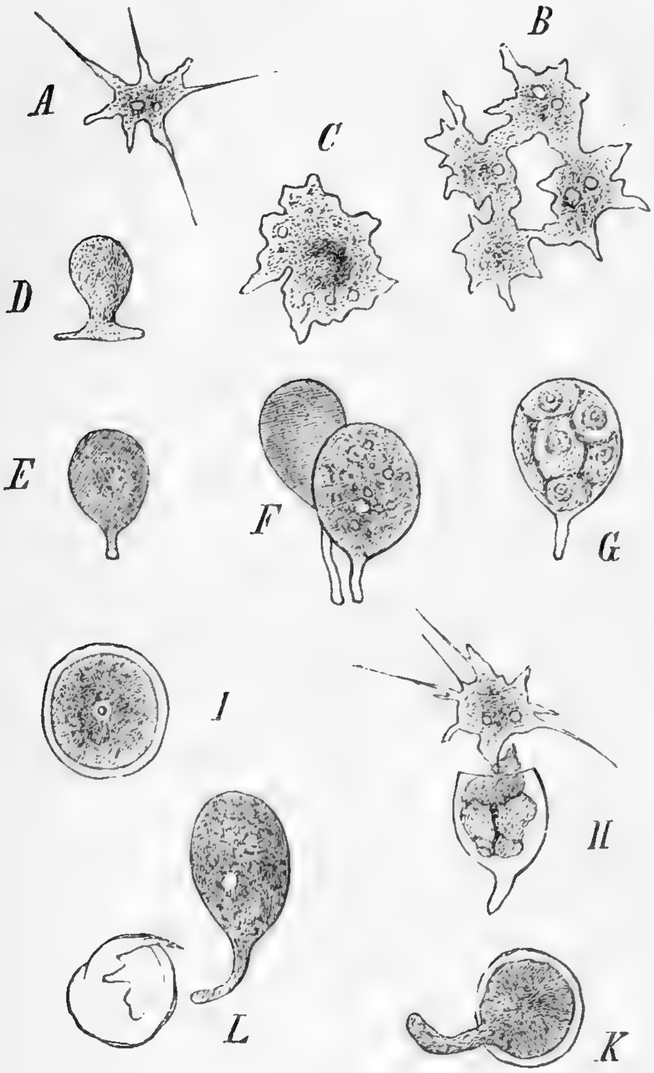
---

[1]) Von ἐνδύεσθαι = hineinkriechen gebildet, weil der Organismus in die Scheiden von Spaltalgen einkriecht.

[2]) Näheres über diesen interessanten Schmarotzer gedenke ich an anderer Stelle mitzutheilen.

[3]) Annales des sc. nat. bot. sér. 6. tom. 3, pag. 40. 1876.

länge. Der rosenröthliche Inhalt enthält intensiver gefärbte Körnchen und Fetttröpfchen. Zur Reifezeit theilt er sich in 8 Portionen, die als Amoeben (Fig. 41, A) die Zoocyste verlassen, nachdem die polare Region ihrer Membran durch einen Vergallertungsprozess aufgelöst ist (Fig. 41, H). Die Amoeben bewegen sich mittelst langer, spitzer Pseudopodien und können zu 2 bis mehreren fusioniren (Fig. 41, B), ein kleines Plasmodium bildend (Fig. 41, C). Bald nachher geht es zur Fruchtbildung über, indem sich das Plasma in der Mitte zu einem Hügel anhäuft. In dem Maasse, als dieser Hügel sich vergrössert, verkleinert sich der Durchmesser des Plasmodiums und schliesslich geht es ganz auf in der Bildung einer gestielten Zoocyste von der oben beschriebenen Beschaffenheit (Fig. 41, D—G). Aus einem Plasmodium von grösseren Dimensionen können unter Umständen auch 2—3 Zoocysten hervorgehen (Fig. 41, F). Ausser dieser Fructification hat SOROKIN auch noch Dauersporen beobachtet (Fig. 41, I). Sie entstehen gleichfalls aus Plasmodien, sind kugelig, mit dicker Haut, rosenrothem Inhalte und deutlichem Kerne versehen. Bei der ziemlich eigenartigen Keimung platzt die glatte Haut auf, der Inhalt tritt heraus und formt sich schliesslich zu einer gestielten Zoocyste (Fig. 41, K, L.[1])



(B. 487.) Fig. 41.

Bursulla crystallina SOROK. A Amoebenzustand. B Vier Amoeben im Begriff zu fusioniren. C Plasmodium, in dessen Mitte sich eine Erhebung als Anfang der künftigen Zoocyste bildet. D die Erhebung hat sich vergrössert und stellt eine kurze Keule dar. E das Plasma des Plasmodiums ist bereits ganz zur Bildung der Zoocyste verwerthet. Sie erscheint nun gestielt. F zwei Zoocysten aus ein und demselben Plasmod hervorgegangen, länger gestielt. G eine reife Zoocyste, der Inhalt ist in mehrere Amoeben zerklüftet. H der scheitelständige Theil der Cystenhaut ist aufgelöst, und nun treten die Amoeben aus. J Dauerspore. K Keimung derselben, der Inhalt tritt theilweis durch die Membran hindurch und formt sich zum Stiel. L das Endprodukt der Keimung: die gestielte Zoocyste, daneben liegt die leere Sporenhaut (500 fach, nach SOROKIN).

Familie 3. Monocystaceae Z.

Hierher gehören einige Wasserbewohner, die vorante Formen darstellen und zwar sich von Algen oder Protozoen nähren. Von Fructificationsformen wird im Gegensatze zu den Vampyrelleen nur die Sporocystenform erzeugt (daher der obige Name) und hierin erinnert die Gruppe an die Eumycetozoen. Die Plas-

[1]) Wie aus dem Vergleich der Entwicklungsgeschichte der *Bursulla crystallina* mit *Guttulina rosea* CIENK. hervorgeht, haben beide Organismen keine nähere Verwandtschaft.

modienform ist entwickelter als bei den Vampyrelleen und mehr eumycetozoenartig. Wir dürfen auf Grund beider Momente in dieser Gruppe ein Uebergangsglied von den Monadinen zu den höheren Mycetozoen erblicken.

Gattung 1. *Myxastrum* Haeckel.

Die Plasmodien sind von actinophrysartiger Form, die Cysten kugelig. Sie erzeugen viele Sporen, deren Achse gegen das Centrum der Cyste gerichtet und deren Haut verkieselt ist. Bei der Keimung entschlüpft am Pole eine Amoebe. Meerbewohner.

1. *Myxastrum radians* Haeckel.[1])

Nach Haeckel's Untersuchungen, der den interessanten Organismus an der Küste der kanarischen Insel Lanzarote entdeckte, verläuft die Entwicklung folgendermaassen:

Aus der gestreckt ellipsoidischen, etwa 0,03 Millim. in der Länge, 0,015 Millim. in der Dicke messenden, mit Kieselhaut versehenen Spore schlüpft bei der Keimung aus einer polar entstehenden Oeffnung eine einzige Amoebe aus, welche zunächst abgerundete Form annimmt, um später Pseudopodien nach Actinophrysart zu entwickeln. Aus der Amoebenform entwickelt sich die Plasmodienform.

Das von Haeckel ausgeführte Experiment, dass die zur Zerreissung eines Plasmodiums mittelst der Nadel entstandenen Theilstücke sich vollkommen wie gewöhnliche Plasmodien verhalten (Pseudopodien entwickeln und sich ernähren) weist bestimmt darauf hin, dass die Plasmodien Fusionsprodukte von Amoeben sind. Ob daneben auch Amoeben durch blosse Nahrungsaufnahme, wie Haeckel behauptet, sich zu den grossen Plasmakörpern entwickeln können, scheint noch fraglich. Die Plasmodien erreichen eine solche Grösse, dass sie schon mit blossem Auge als grauweisse Pünktchen wahrnehmbar sind (0,5 im Maximum).

Zur Zeit der Fruchtbildung werden die Nahrungsreste ausgestossen und die Pseudopodien eingezogen; der Plasmakörper rundet sich zur Schleimkugel und scheidet eine Membran ab, die allmählich durch Anlagerung neuer Schichten vom Plasma her dicker wird. Durch Jod und Schwefelsäure wird sie nicht gebläut, beim längeren Liegen in Jod gelb, durch Essigsäure und Mineralsäuren scheinbar nicht verändert, dagegen mit Aetzkali zur Quellung und Auflösung gebracht. Schliesslich zerklüftet sich das Plasma in zahlreiche (etwa 50) Sporen, deren Längsachse, wie bereits erwähnt, radial gerichtet ist.

Als Nahrung dienen dem *Myxastrum* verschiedene Diatomeen, Peridinien und Nauplius-Formen kleiner Crustaceen.

Gattung 2. *Enteromyxa* Cienk.

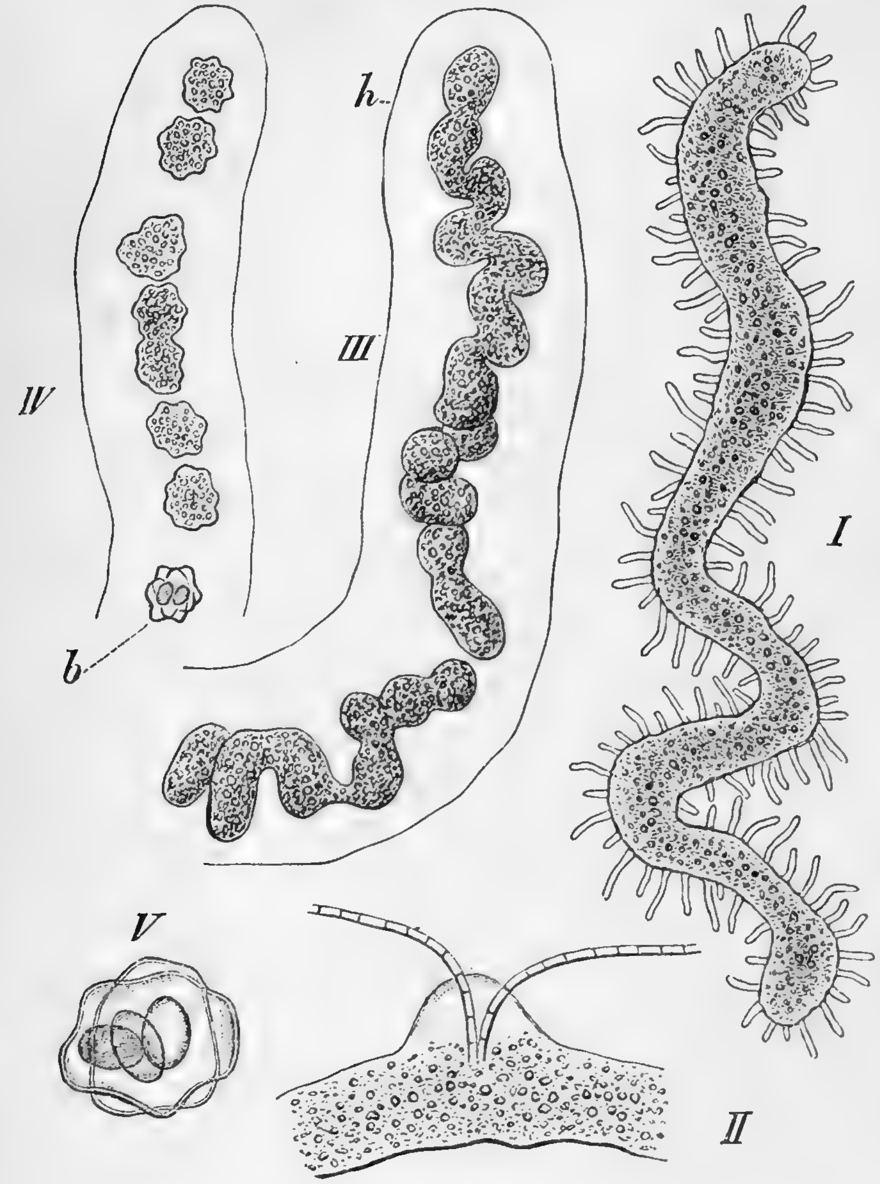
Von der vorigen Gattung ist dieses Genus unterschieden durch die Plasmodienform. Dieselbe ist wurmartig oder verzweigt bis netzförmig und mit hyaloplasmatischen fingerförmigen Pseudopodien versehen. Im Gegensatz zu *Myxastrum* theilt sich das Plasmod vor der Fructification in mehrere bis viele Theile, deren jeder zu einer Cyste wird, die mehrere bis viele Sporen bildet.

---

[1]) Studien über Monaden. pag. 30, Taf. II, Fig. 13—24.

1. *Enteromyxa paludosa* Cienkowski.

Dieses von Cienkowski entdeckte, höchst merkwürdige Mycetozoum lebt in Sümpfen und nährt sich von Schizophyceen, speciell Oscillarien, sowie von Bacillariaceen.[1])



(B. 488.) Fig. 42.

Enteromyxa paludosa Cienk. I Wurmförmiges Plasmodium mit seinen fingerförmigen Pseudopodien. II Stück eines Plasmodiums, das mittelst einer Vorstülpung von Hyaloplasma eben einen Oscillarien-Faden zerknickt hat und in den Plasmakörper hineinzieht. III Beginn der Fructification. Das Plasmod hat nach Einziehung der Pseudopodien eine zarte Hülle h abgeschieden, innerhalb deren es sich zu einem schlauchförmigen Körper mit Einschnürungen contrahirt hat. IV Durch weiter vorschreitende Einschnürung sind rundliche schwach eckige isolirte Körper gebildet, welche anfangen, sich zu Sporocysten auszubilden; bei b ist bereits eine solche fertig. V Reife Sporocyste, stärker vergrössert. Die Membran ist unregelmässig stumpfeckig. Der Inhalt zu 3 Sporen ausgebildet. (Zum Theil nach Cienkowski's Originalzeichnungen, z. Th. nach dessen Präparaten gezeichnet.)

Von Entwicklungszuständen beobachtete der Autor das vegetative Stadium und Dauersporen bildende Cysten.

Was zunächst den vegetativen Zustand betrifft, so bildet der Organismus relativ grosse (etwa $\frac{1}{2}$ — 1 Millim. lange) plasmodienartige Plasmakörper von meist wurmartiger Gestalt (Fig. 42, I). Doch kommen auch verzweigte, und, wenn die Zweige anastomosiren, netzartige Formen vor, welche an die Plasmodien höherer Mycetozoen erinnern. In den ersten Stadien ihres Lebens senden die Plasmodien zahlreiche Pseudopodien aus (I), welche nur dem peripherischen Hyaloplasma entstammen und dementsprechend körnchenfrei erscheinen. Durch ihre fingerförmige Gestalt (Verzweigung nur selten auftretend), ihre grosse Zahl und dichte Stellung machen sie das Bild des Wurmes noch vollständiger. Sie ziehen in den Plasmaleib hinein *Oscillaria*-Fäden, die mit Einschluss der Zellwände schnell und vollständig verdaut werden, und bisweilen auch Bacillarien. Das aus jener Nahrung extrahirte Phycochrom bleibt zunächst

[1]) Folgende Darstellung nach Notizen, die mir Herr Prof. Cienkowski gütigst übersandte.

wohl erhalten und tingirt die Plasmodien mit schönem Blaugrün. Die verdaute Nahrung speichert sich in Formen zahlreicher kleinerer und grösserer Körner in dichter Lagerung im Plasma auf. Später werden die Pseudopodien eingezogen, aber auch jetzt noch dauert die Nahrungsaufnahme, vermittelt durch das bewegungsfähige, in stumpfen breiten Fortsätsen hervorstülpbare Hyaloplasma fort (II).

Hat das Plasmod genügende Nährstoffe aufgespeichert, so tritt es unter Verfärbung in den fructificativen Zustand ein.

Eingeleitet wird derselbe, ähnlich wie bei *Pseudopora* durch Abscheidung einer zarten Haut von Seiten des Hyaloplasma (III h); darauf folgt eine Contraktion des Körnerplasmas. Sie ist eine totale, aber in der Richtung der Längsachse des Plasmodiums weniger, als im Querdurchmesser hervortretende. Hierauf treten auf einzelne Stellen lokalisirte Contractionen ein, welche zum Effekt die Bildung von Einschnürungen im Plasma haben (III). Allmählich werden die Contractionen stärker, die Einschnürungen dementsprechend tiefer und jetzt stellt der ganze Körper ein System von Schleimklümpchen dar, die nur noch durch schmale Isthmen verbunden erscheinen (III). Wenn sie sich, wie das häufig der Fall, gegeneinander verschieben, so bekommt der Plasmakörper etwas Eingeweide-(ἔντερον) artiges. Daher der Name *Enteromyxa*. Im nächsten Stadium ziehen sich endlich die Schleimkügelchen soweit zusammen, dass sie rundliche Form annehmen und sich dabei vollständig von einander trennen (IV).

Jedes dieser Klümpchen entwickelt sich in der Folge zu einer Sporen erzeugenden Sporocyste. Zunächst werden die Klümpchen vieleckig nnd scheiden eine derbe Membran aus. Sodann contrahirt sich ihr Plasma an 2 oder mehreren Punkten, um 2 bis mehrere, selten viele Dauersporen zu bilden. Dieselben besitzen meist ellipsoidische oder bohnenförmige Gestalt und glatte Membran (sie messen etwa 12—18 mikr. in der Länge, 6—8 mikr. in der Breite). Gewöhnlich sind die Sporocysten isodiametrisch (V), hin und wieder länger als breit, von der verschiedensten Gestalt, bisweilen auch ganz unregelmässig, oft violett gefärbt. (Gewöhnlich messen die etwa isodiametrischen Cysten 24 bis 32 mikr. im Diameter). Die Frage nach der Keimung der Sporen, ob sie Schwärmer oder Amoeben entwickeln, ist noch unbeantwortet, ebensowenig die Entstehung der Plasmodien aus den primären Zuständen studirt worden.

II. Monadineae zoosporeae Cienk.

Von Entwicklungsstadien finden wir hier 1. das Zoosporenstadium, das Hauptcharacteristicum der ganzen Gruppe, 2. das Amoebenstadium, 3. das Plasmodienstadium, 4. die Fructification in zoosporiparen Zoocysten oder in Schwärmer-Soris, 5. die Fructification in Sporocysten oder in nackten Sporen.

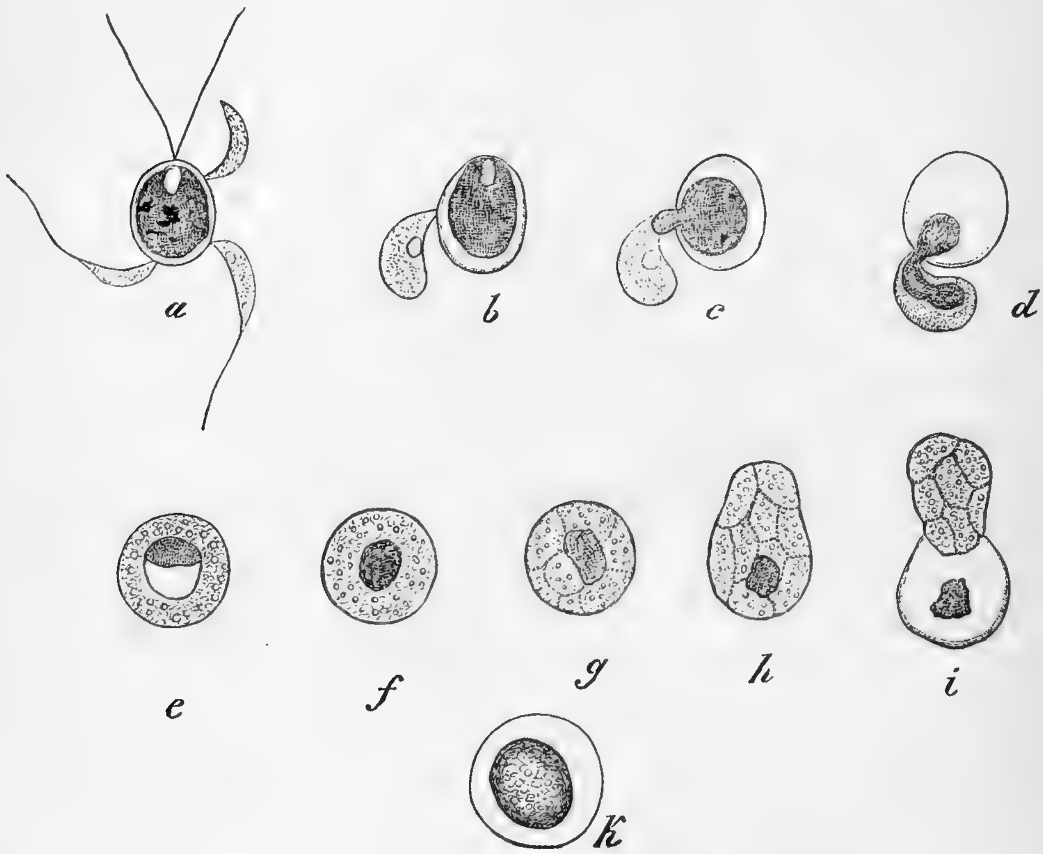
Familie 1. Pseudosporeen.

Von der folgenden Familie, den Gymnococcaceen, weichen die Pseudosporeen im Wesentlichen nur in dem Punkte ab, dass die Dauersporen in Cysten entstehen. Alle Pseudosporeen nähren sich vom Inhalt grüner Algen oder Diatomeen, in deren Zellen sie einkriechen. Bei der Fructification werden die Ingesta in der Regel nicht ausgestossen.

Gattung 1. *Colpodella* Cienkowski.

Der Entwicklungskreis umfasst 1. die Schwärmerform, 2. die Zoöcystenform und 3. die Dauersporencysten. Der Amoebenzustand scheint zu

fehlen. Eigenthümlich ist die Art, wie die Schwärmer entleert werden: die zarte Innenhaut der Zoocyste stülpt sich nämlich bruchsackartig durch die äussere hindurch und die Schwärmer wandern in sie hinein, um später dieselbe zu durchbohren. Die Dauersporen entstehen innerhalb einer Cyste.



(B. 489.) Fig. 43.

Colpodella pugnax (nach CIENK. u. der Natur). a Zelle von *Chlamydomonas pulvisculus*, mit 3 Schwärmern besetzt. b *Chlamydomonas*-Zelle mit einem zur Nahrungsaufnahme sich anschickenden Schwärmer. c Der grüne Inhalt der Alge beginnt in den Körper des Schwärmers einzutreten. d Derselbe ist zum grössten Theil übergetreten. e f Der Schwärmer hat sich zur kugeligen Zoocyste umgewandelt. Im Innern sieht man den nunmehr braunen Chlorophyllballen. g Differenzirung des Cysten-Inhalts in Schwärmer. h i Befreiung der Schwärmer. k Dauersporen bildende Cyste. (Alle Figuren nach CIENKOWSKI, stärker vergrössert.)

1. *Colpodella pugnax* CIENK.[1])

Die Zoospore besitzt nach CIENKOWSKI einen sichelartig gekrümmten, an beiden Enden zugespitzten Plasmakörper, eine terminale Wimper, in deren Nähe der deutliche Zellkern liegt und eine contractile Vacuole. Sie setzt sich mit ihrem cilienlosen Ende an Algenzellen *(Chlamydomonas pulvisculus)* an, dringt mit demselben durch die Cellulose-Membran der letzteren hindurch und nimmt den gesammten Chlorophyllinhalt der Alge in ihren hierbei dicker werdenden Körper auf. Dann verlässt sie die entleerte Zelle, um hinwegzuschwärmen. Ihre Form ist jetzt die einer *Colpoda* (Infusoriumart) mit gekrümmter Spitze, die sie beim Schwärmen voranträgt. Oft besorgen mehrere *Colpodella*-Schwärmer das Ausplünderungsgeschäft. Einige Zeit nach der Aufnahme der Nahrung, die zu einem rundlichen Körper zusammengeballt wird, kommt die Zoospore zur Ruhe und rundet sich zur Kugel ab, die sich mit derber Membran umgiebt, während der von einer Vacuole umschlossene Nahrungsballen rothbraune Färbung annimmt. Indem ihr Plasma sich in Schwärmer zerklüftet, wird die Kugel zur Zoocyste.

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Monaden (MAX SCHULTZE's Archiv I).

Doch vollzieht sich der Austritt der Zoosporen auf einem andern Wege, als bei den *Pseudospora*-Arten. Die Cystenhaut platzt nämlich, und es stülpt sich bruchsackartig eine zarte Innenhaut hervor, in welche die Schwärmer einwandern. Nach Vergallertung derselben werden die Schwärmer in Freiheit gesetzt. Ausser den Zoocysten kennt man die Dauersporen erzeugenden Cysten. Sie bilden sich aus je einem Schwärmer, der Kugelform annimmt und sich mit Membran umgiebt. Innerhalb derselben erfolgt Contraction des Plasmas zu einer kugeligen oder ellipsoïdischen Dauerspore, neben der man den Nahrungsballen stets vermisst. Die Auskeimung derselben wurde noch nicht beobachtet.

Gattung 2. *Pseudospora* Cienk.

Im Gegensatz zu *Colpodella* ist hier das Amoebenstadium vorhanden, und zwar in *Actinophrys*-Form. Plasmodienbildung fehlend oder doch unbekannt. Die Bildung der Dauersporen erfolgt stets innerhalb einer einfachen Cystenhaut.

1. *Pseudospora aculeata* Zopf.[1])

Vorliegender Endophyt ruft eine epidemische Krankheit der Oedogonien hervor, die sich äusserlich in einem Verbleichen ihrer Fäden kund giebt, was oft so weit geht, dass die Watten ganz weiss erscheinen. Die Entwicklung geht aus von relativ sehr kleinen (nur etwa 3—4 mikr. messenden) mit einer Cilie und einem kleinen Kern versehenen, beim Schwärmen kugeligen Zoosporen (Fig. 44, IIIs). Sie dringen in frische Oedogonienzellen ein, die Membran durchbohrend und an der Eindringstelle auftreibend und entwickeln sich hier zur Amoebenform, die durch Aufnahme von Chlorophyll und Plasma, Stärke etc. relativ beträchtliche Grösse erlangt (Fig. 44, I). Beim Uebergang derselben in den Zoocysten-Zustand rundet sich der Plasmakörper durch Einziehung der Pseudopodien ab, umgiebt sich mit zarter Membran und bildet durch Abscheidung wässriger Flüssigkeit im Centrum eine grosse Vacuole, in die hinein auch die unverdaulichen Ingestareste, wie gebräuntes Chloro-

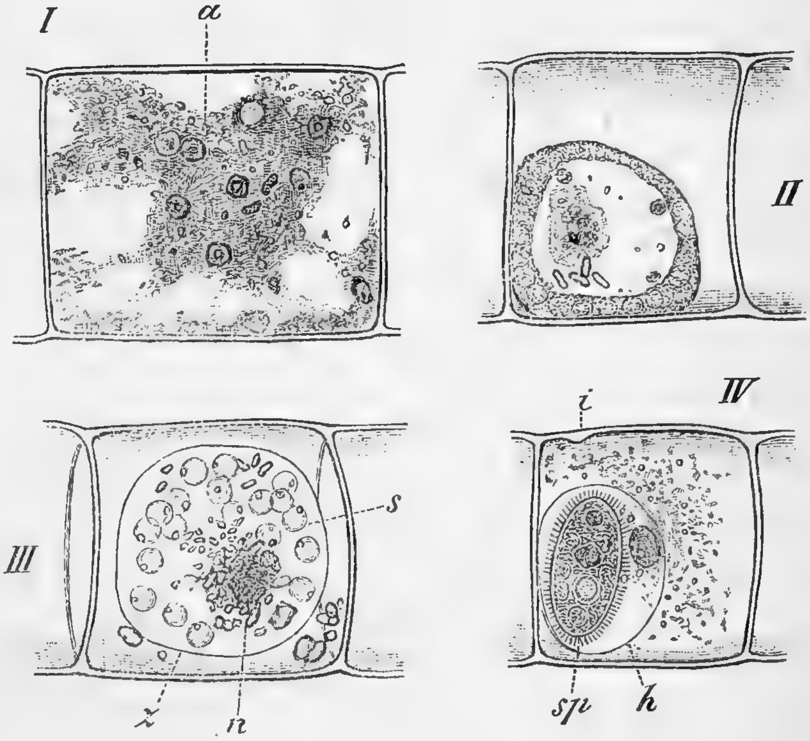


Fig. 44. (B. 490.)

Pseudospora aculeata Zopf. I Zelle eines Oedogonium, mit dem Amoebenzustande des Parasiten. II eine ebensolche Zelle mit dem Zoocysten-Zustand. Das wandständige in der Zerklüftung zu Schwärmern begriffene Plasma umschliesst eine grosse Vacuole mit Nahrungsresten. III eine reife Zoocyste z mit bereits isolirten kugeligen Schwärmern s, n Nahrungsreste aus Chlorophyll und Stärke bestehend. IV Oedogoniumzelle mit einer Sporocyste. Innerhalb deren Membran liegt eine ellipsoidische mit stachliger Sculptur versehene Spore sp. Alle Fig. 540fach vergr.

[1]) Die nähere Begründung der hier gemachten Angaben wird demnächst an anderer Stelle erfolgen.

phyll und Stärke, aus dem Plasma ausgeschieden werden (Fig. 44, II). Das wandständige Plasma bildet sich nun in Schwärmer um (III, s), deren Zahl meist nicht über 30 beträgt. Sie durchbohren bei der Reife die Cystenhaut an den verschiedensten Punkten.

Liegen die Cysten frei im Oedogonien-Lumen, so nehmen sie etwa Kugelform an; meist aber pflegen sie sich den Quer- und Seitenwandungen anzuschmiegen, und werden dadurch mehr oder minder abgeplattet, unregelmässig (Fig. 44, II). Sehr grosse füllen oft den Raum der Wirthszelle fast ganz aus.

Die Dauersporen-bildenden Cysten (Fig. 44, IV) entstehen auf dem nämlichen Wege wie die Zoocysten. Nur zieht sich das Plasma innerhalb der Cyste (IV h) seitlich zur ellipsoidischen Spore sp zusammen, die Ingesta-Reste nach der anderen Seite schiebend. Die Sporen sind gestreckt-ellipsoidisch, 2—3 mal so lang als breit (etwa 22—26 mikr. in der Länge, 12—13 mikr. in der Breite messend) mit eigenthümlicher Sculptur (feinen Stacheln) versehen und sich schwach bräunend. In ganz reifen Sporen erscheint das Reserveplasma in Form von polar gelagerten, stark lichtbrechenden Massen, im Centrum sind 1—2 Kerne nachweisbar. Keimung noch unbekannt. Der Parasit wurde bisher nur bei Halle (in stehenden Gewässern der Porphyrbrüche) aufgefunden in einem weitlumigen und kurzzelligen Oedogonium. Die Wirthszellen enthalten fast immer nur je 1 Individuum, höchstens 2.

2. *Pseudospora parasitica* Cienk.

Sie darf als eine der allergemeinsten Monadinen bezeichnet werden. Wie es scheint ausschliesslich an Zygnemeen gebunden, liebt sie insbesondere *Spirogyra*-Arten, deren Zellen sie oft in Menge abtödtet. Gewisse Entwicklungsstadien dieses Mycetozoums hielt Pringsheim[1]) für integrirende Glieder der Spirogyren-Entwicklung, bis Cienkowski[2]) einige Zeit darauf in exacter Weise nachwies, dass diese Anschauung auf einem Irrthum beruhe, insofern hier ein der Spirogyren-Entwicklung gänzlich fremder Organismus vorliege, der parasitische Lebensweise führe. Es geschah dies an der Hand einer genauen Entwicklungsgeschichte, die ich auf Grund eingehender eigener Untersuchungen für im Wesentlichen richtig halte.

Sie stellt sich folgendermaassen dar: die kugeligen oder ellipsoidischen, bei lebhaftem Schwärmen aber gestreckten, mit 1—2 langen Cilien und einer contractilen Vacuole versehenen (etwa 6—9 mikr. langen) Zoosporen[3]) dringen ins Innere der Spirogyrenzellen ein, die Membran derselben durchbohrend. Sie gehen darauf in den Amoebenzustand über, in den ersten Stadien noch die Cilie aufweisend (Fig. 1, C). Indem sie Plasma, Stärke und insbesondere Chlorophyll aufzehren, wachsen sie nach und nach zu relativ grossen, actinophrysartigen Amoeben heran (Fig. 45, A a b c). Die Stärke wird nicht verdaut (wenigstens bleibt die Form derselben wohl erhalten), wohl aber das Chlorophyll, das zu kleinen braunen Klümpchen verarbeitet wird (Fig. 9, I), die später zu einem grösseren Ballen zusammengelagert erscheinen (Fig. 9, II n). Bevor der

---

[1]) Algologische Mittheilungen. Flora 1852.

[2]) Ueber die Pseudogonidien, in Pringsheim's Jahrbücher, Bd. I (1858), pag. 371 ff., Taf. 14, B, fig. I—VII. — Vergleiche auch: Cienkowski, Ueber meinen Beweis der Generatio primaria in Melang. biolog. Tom. III, 1858, pag. 8 und Beiträge zur Kenntniss der Monaden in Max Schultze's Archiv I, pag. 203.

[3]) Von Pringsheim als zu *Spirogyra* gehörige »Pseudogonidien« bezeichnet.

Verdauungsprozess soweit vorgeschritten, ziehen die Amoeben ihre Pseudopodien ein, runden ihren Plasmakörper völlig ab zur Kugel oder (seltener) zum Ellipsoid, und umgeben sich mit zarter Membran (Fig. 9, I, II). Diese behäuteten Körper gehen nun in den Zoocystenzustand über, indem sich das Plasma von dem Nahrungsballen trennt (diesen meist zur Seite schiebend) und einen dicken Wandbelag bildend, der sich unmittelbar darauf in Schwärmer zerklüftet (Fig. 9, III). Die Zahl der letzteren schwankt je nach der sehr variirenden Grösse der Zoocysten. In grösseren Exemplaren derselben werden 30—50, in kleinen, nur wenige, bis 3 herunter, angelegt.

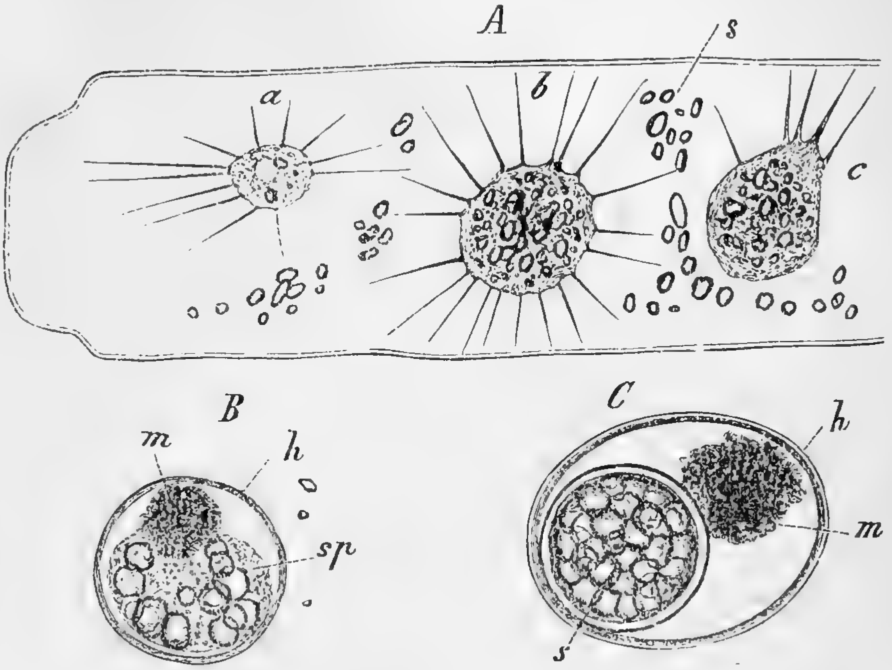


Fig. 45. (B. 491.)

Pseudospora parasitica Cienk. A Stück einer *Spirogyra*-Zelle mit 3 auf verschiedenen Entwicklungs-Stadien stehenden Amoeben; a noch jung mit wenigen Ingesten. b erwachsen, reich an Chlorophyll und Stärke, reiche Pseudopodienbildung. c noch älter mit eben dem Inhalt, bereits im Begriff ihren Plasmakörper durch Einziehung der Pseudopodien abzurunden. Die grossen Körner zwischen den 3 Amoeben sind Stärkekörner (s), welche die Parasiten nicht aufgezehrt haben. B kuglige Sporocyste, noch jung, denn ihr Plasma beginnt sich eben erst unter Ausstossung des aus verdautem Chlorophyll bestehenden braunen Nahrungsrestes m zur Sporenbildung zu contrahiren. Die stark lichtbrechenden Körner sind Reserveplasma. C Reife ellipsoidische Sporocyste, h Haut, m Nahrungsballen (gebräuntes Chlorophyll), s Dauerspore mit glänzenden fettartigen Reservestoffen. (Alle Figuren nach der Natur 900fach vergr.)

Jede einzelne bohrt sich gewöhnlich an einer anderen Stelle durch die Cystenhaut durch (Fig. 9, IV), gelangt in den Spirogyrenraum und nach Durchbohrung der Spirogyrenwand ins umgebende Wasser, um nach längerem oder kürzerem Umherschwärmen wieder in eine *Spirogyra* einzudringen und daselbst wiederum die Entwicklung bis zur Zoocyste durchzumachen.

In frischen Algenkulturen setzt sich dieser Prozess eine Zeit lang fort, sodass mehrere bis viele Generationen von Zoocysten erzeugt werden. Schliesslich aber, wenn die Zahl der abgetödteten oder entleerten Spirogyrenzellen eine immer grössere wird und dieselben in Folge von Spaltpilz-Vegetation in Fäulniss gerathen, stellt sich die andere Form der Fructification, die Sporocystenbildung, ein (Fig. 45, B C):

Die Amoebe rundet sich zur Kugel oder zum Ellipsoid ab und erhält (im Gegensatz zur Zoocyste) eine relativ dicke, deutlich doppelt contourirte farblose Membran. Innerhalb dieser zieht sich das Plasma unter Ausscheidung und Beiseitedrängung der aus braunem Chlorophyll oder Stärke bestehenden Nahrungsreste zu einer rundlichen, später exact kugeligen (seltener ellipsoidischen) Spore zusammen (Fig. 45, B sp), die eine dicke, glatte, hyaline Membran erhält und im Innern reichlich glänzende Körner von Reserveplasma zeigt (Fig. 45, C s). Durch

dieselben wird der anfangs auch ohne Färbungsmittel deutliche Kern gänzlich verdeckt. Die Grösse der ganzen Sporocyste ist sehr schwankend. Auch die Grösse der Spore wechselt innerhalb weiterer Grenzen.

3. *Pseudospora Bacillariacearum* ZOPF.

Diesem Parasiten gehören jene mit gelbem oder braunem Ingestaballen versehenen Kugelcysten zu, welche man nicht selten im Innern der Bacillarien findet. Sie kommen fast ausschliesslich in grösseren und weitlumigeren Arten, wie Synedren, Cocconemeen, Stauroneis Phoenicentron, Naviculen, Pinnularien etc. vor und üben auf diese Wirthe die nämlichen zerstörenden Wirkungen aus, wie andere Pseudosporeen. Diese Wirkungen sind erstens: Contraction und Verfärbung der Endochromplatten, von denen nur geringe braune Reste übrig bleiben, welche man schliesslich zu einer kleinen dunkelbraunen Masse im Innern der Cysten zusammengeballt findet; zweitens: Aufzehrung des Plasmas, des Zellkernes und der Fettmassen.

Von Entwicklungsgliedern fand ich die Schwärmerform, die Amoebenform und die schwärmerbildenden Zoocysten. Letztere, von Kugelgestalt (in schmäleren Bacillarien bisweilen von Ellipsoïd- oder Eiform), haben die wechselnde Grösse derer von *Pseudospora parasitica* (die grössten, die ich fand, massen 20 mikr.) und produciren je nach ihren Dimensionen 3—12, selten mehr Schwärmer, welche in Grösse, Form, Cilienzahl, denen der genannten Art gleichen und an verschiedenen Stellen der Zoocystenhaut ausschlüpfen. Die Zahl der Zoocysten schwankt, meist je nach der Grösse der Wirthsbacillarie, zwischen 1 und 15. Dauersporenfructification bisher unbekannt.

In Gräben bei Berlin beobachtet, wahrscheinlich überall zu finden, aber bisher übersehen.[1])

4. *Pseudospora maligna* ZOPF.

Sie zerstört die Protonemata wasser- und landbewohnender Moose z. B. der *Hypna.* Von Entwicklungsformen wurden bisher nur die Zoocysten beobachtet, welche kleine kugelige, nur wenige (wohl nur selten über 12) Schwärmer producirende Behälter darstellen und zu mehreren bis vielen in den Protonemen-Zellen gefunden werden. Die Schwärmer sind lebhaft amoeboïd, im Stadium lebhaften Schwärmens gestreckt, spindelförmig, etwa 7 mikr. messend und mit einer Cilie versehen. Schon in diesem Stadium erfolgt die Nahrungsaufnahme. Später geht der Schwärmer in den Amoebenzustand über, der den gewöhnlichen Charakter der *Pseudospora*-Amoeben trägt, die Inhaltstheile der Protonemata-Zellen, besonders Chlorophyllkörner, reichlich aufnimmt und letztere zu einem kleinen Ballen verarbeitet. Aus diesen Amoeben gehen dann nach bekanntem Modus wieder Zoocysten hervor. Die Dauersporenbildung bleibt noch zu ermitteln.[2])

Gattung 3. Protomonas.

Von den vorhergehenden Genera im wesentlichen nur durch die Bildung von Fusionsplasmodien unterschieden.

---

[1]) Wahrscheinlich hat auch schon FOCKE *Pseudospora Bacillariacearum* vor sich gehabt (Physiologische Studien. Heft II, pag. 43. Tab. VI, Fig. 24—30). Er hielt sie für Fortpflanzungszellen der Bacillarien. Mit PFITZERS *Cymbanche Fockei,* einer *Saprolegniacee,* hat meine *Pseudospora* selbstverständlich nichts zu thun. Man hüte sich übrigens *Ps. Bacillariacearum* zu verwechseln mit *Gymnococcus Fockei* ZOPF, einem gleichfalls in Bacillarien lebenden Mycetozoum.

[2]) Abbildungen und nähere Beschreibung werden an anderer Stelle folgen.

1. *Protomonas amyli* Cienk.

Sie hat ihre Heimath in stagnirenden Süssgewässern (Teichen, Sümpfen, Seen) und muss daselbst eine häufige Erscheinung sein. Auf indirektem Wege ist diese Behauptung leicht durch folgendes Experiment zu begründen: Lässt man beliebige, von genannten Localitäten stammende Algen (Cladophoren, Vaucherien, Spirogyren, Oedogonien, Charen, Nitellen etc.) einige Zeit unter Wasser faulen, und fügt man dann dem Infus stärkereiche Pflanzentheile, wie frische Kartoffelknollen, Bohnen, Getreidekörner etc. zu, so findet man nach 1—2 Wochen den Organismus in den Zellen dieser Substrate vor, wo er die Amylumkörner aufzuzehren beginnt. Stärke scheint seine Haupt- und Lieblingsnahrung zu sein, denn auch freie Amylumkörner werden, in jene Infusionen gebracht, schnell befallen.[1]) Aus dem Gesagten folgt zugleich, dass die *Protomonas* sowohl als Parasit, wie auch als Saprophyt existiren kann.

Der Entwicklungsgang ist durch die werthvollen Untersuchungen Cienkowski's[2]) — bis auf die Keimung der Dauersporen — klar dargelegt[3]).

Um die Zoospore als Ausgangspunkt zu nehnen, so ist dieselbe mit 2 polaren Cilien versehen, die so inserirt sind, dass entweder je eine an beiden Polen liegt oder beide zusammen stehen. Im Stadium lebhaftester Schwärmbewegung erscheint der Plasmakörper stark gestreckt, spindelig oder wurmförmig, sonst von sehr wechselnder, oft unregelmässiger Form.

Schon im Schwärmerzustand nimmt die *Protomonas* Nahrung auf und zwar sucht sie sich die kleinsten Stärkekörnchen aus, da für die Bewältigung grösserer Körner ihr Plasmakörper noch zu geringe Dimensionen besitzt (Fig. 46, II). Ist der Schwärmer auf das Doppelte oder Mehrfache der ursprünglichen Grösse gediehen, so geht er in das Amoeben-Stadium über, in welchem er befähigt ist, grössere Körner, oder kleinere in grösserer Anzahl aufzunehmen (Fig. 46, III IV). Gelegentlich werden diese Ingesta wieder ausgestossen, das Plasma erscheint dann ganz durchsichtig und lässt den Kern, sowie ein bis mehrere Vacuolen, die früher durch die Stärke meist verdeckt waren, nunmehr deutlich erkennen. Jüngere ingestenfreie Amoeben senden gewöhnlich lange dünne Pseudopodien aus (Actinophrysform); bei älteren mit Nahrung beladenen ist die Pseudopodienbildung nicht mehr besonders prägnant. Es werden nur hin und wieder von der Oberfläche relativ kurze Pseudopodien entsandt; schliesslich sinken sie zu bloss welligen Erhabenheiten herab und endlich tritt vollständige Abrundung und Hautbildung ein (Fig. 46, I a V). Das früher vacuolige Plasma sammelt sich in dickkörniger peripherischer Schicht an (V) und zerklüftet sich in Schwärmer (VI). So geht also aus einem Schwärmer eine

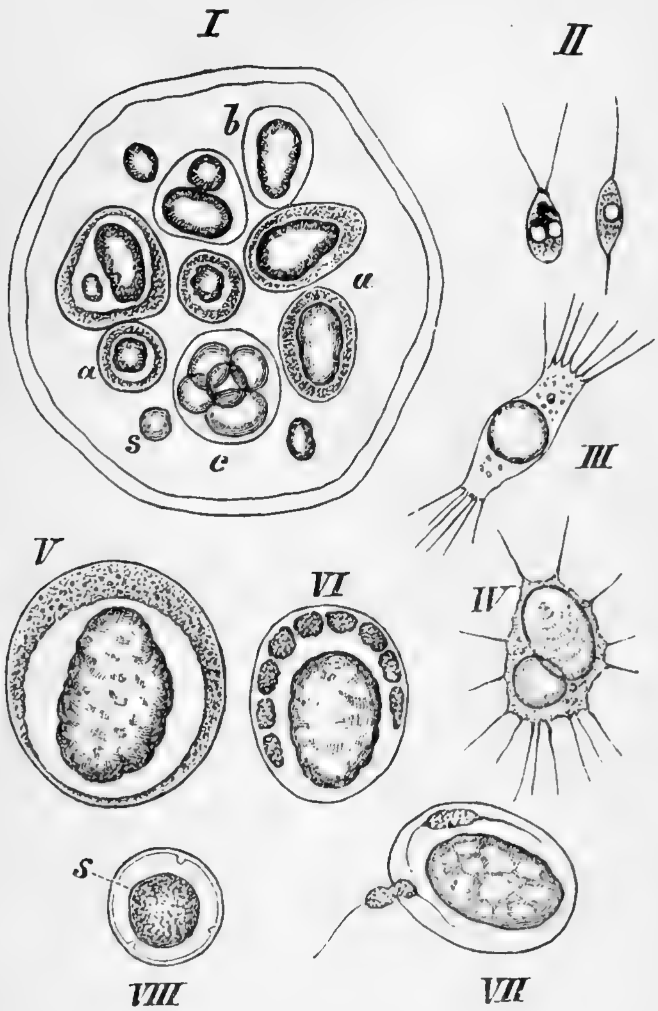
---

[1]) Betreffs der Züchtung sei bemerkt, dass es rathsam ist, die stärkehaltigen Substrate in geringer Menge in die Cultur einzuführen, da anders die Entwicklung der Protomonas infolge zu reicher Spaltpilzbildung leicht behindert oder selbst unterdrückt wird; Schalenstücke frischer Kartoffeln liefern das beste Substrat.

[2]) Zur Genesis eines einzelligen Organismus. Bulletin physico-mathématique de l'Academie de St. Petersbourg. Tome XIV. 1856. — Ueber meinen Beweis für die Generatio primaria, ebend. Tom. XVII, 1859. und Melanges biologiques Tom. II. — Beiträge zur Kenntniss der Monaden. Max Schultze's Archiv I, pag. 203. — Das Plasmodium; Pringsheim's Jahrbücher III, pag. 430. — Vergl. auch Regel, Bot. Zeitung 1856, No. 38 und 39, und Merklin, Bull. de la Soc. imp. de nat. de Moscou 1856, pag. 304 und 305. — Haeckel, Biologische Studien I, pag. 71. — Klein, Vampyrella, ihre Entwicklung und systematische Stellung. Botan. Centralbl. Bd. XI.

[3]) Ich habe die Beobachtungen grösstentheils nachgeprüft und kann sie bestätigen.

Zoocyste hervor. Ausserordentlich wechselnd ist sowohl Grösse als Form der Zoocysten: neben kugeligen ellipsoïdischen und birnartigen Formen (I a b) findet man tief eingeschnürte, keulige, glaskolbenförmige, verlängert schlauchförmige und oft ganz unregelmässige Formen, wenn auch diese alle nicht immer in derselben Cultur auftreten.



(B. 492.) Fig. 46.

Protomonas amyli Cienk. etwa 600fach. I eine vom Parasiten befallene Zelle aus einer Kartoffelknolle. Die Membran der Zelle ist stark gequollen. In ihrem Innern sieht man 8 Zoocysten von verschiedener Grösse und verschiedener Form, welche 1 bis mehrere Stärkekörner umschliessen. Die mit b und c bezeichneten Zoocysten haben ihre Schwärmer bereits entlassen, die mit a bezeichneten weisen einen noch nicht in Schwärmer zerklüfteten plasmatischen Wandbelag auf. s isolirte Stärkekörnchen. II zweicilige Schwärmer, der eine mit 1, der andere mit 2 sehr kleinen Stärkekörnchen. III Amoebenzustand mit einem grösseren Stärkekorn. Das dunkle rundliche Körperchen ist der Kern. IV Amoebe mit 2 Stärkekörnern. V Zoocyste mit wandständigem, noch nicht in Zoosporen zerklüftetem Plasma. VI Zoocyste, deren Plasma bereits in Schwärmer getheilt ist (wie vorige Fig. im opt. Durchschn.). VII theilweis bereits entleerte Zoocyste mit 2 Schwärmern, von denen der eine eben im Ausschlüpfen begriffen ist. VIII kugelige Sporocyste mit kugeliger Spore, die Sporocystenhaut mit wärzchenartigen Vorsprüngen. (Nach der Natur.)

Es giebt aber noch eine andere Entstehungsweise des Sporangiums. Wie Cienkowski nachwies, können sich nämlich an ein grösseres Stärkekorn mehrere Schwärmer ansetzen und, nachdem sie ihre Cilie eingezogen, mithin ins Amoebenstadium eingetreten sind, an der Oberfläche des Kornes verschmelzen zu einer geschlossenen Plasmaschicht, einem Plasmodium, wie Cienkowski es mit Recht nennt. Dasselbe stellt anfangs eine nur zarte Hülle um das Stärkekorn dar, die aber in dem Maasse, als sie sich von den Bestandtheilen des Stärkekorns nährt, allmählich an Dicke gewinnt (dabei bildet sie sich oft einseitig aus). Was dieses Plasmodium besonders charakterisirt, das ist der Mangel jeder Pseudopodienbildung und damit der activen Bewegung. Später umgiebt sich das Plasmodium mit Membran und zerklüftet sich in mehr oder minder zahlreiche Schwärmer, die in der bekannten Weise das Weite suchen, nämlich an verschiedenen Stellen der Membran Löcher bohren und sich durch dieselben hindurchzwängen. Unter gewissen, nicht näher ermittelten Bedingungen tritt der interessante Fall ein, dass das Plasma der Sporocyste bevor die Schwärmerbildung eintritt, in Form einer einzigen grossen Amoebe (oder eines Plasmodiums) auskriecht. Es zeigt ausgesprochene Pseudopodienbildung, infolge dessen stark amoeboïde Bewegungen, mitunter selbst die Tendenz lange feine Fäden zu bilden, welche hie und da in ihrem Verlauf spindelförmige oder unregelmässige Ansammlungen des Plasma zeigen. Alle diese Momente erinnern lebhaft an die Plasmodienbildung der höheren Mycetozoen.

Endlich hat CIENKOWSKI auch noch die Dauersporen bildenden Cysten gefunden, die ich gleichfalls fast in jeder meiner Culturen erhielt. Ihr Entwicklungsgang entspricht zunächst genau dem der Zoocysten, nur dass schliesslich das sonst zur Zoosporenbildung zu verwendende Plasma sich zu einem kugeligen oder länglichen mit dicker Membran sich umgebenden Körper contrahirt, in welchem Reserveplasma in Form dicht gelagerter Körner aufgespeichert liegt. Auch die Cystenwand verdickt sich, erhält warzenartig nach innen ragende, meist höckerige Vorsprünge (Fig. 46, VIII u. Fig. 11, II) und bräunt sich schliesslich. Zwischen Dauerspore und Cystenmembran liegen bisweilen ausgestossene Stärkereste. Wie die Sporen sich bei der Keimung verhalten bleibt noch zu ermitteln.

Dass die *Protomonas amyli* wirklich von der aufgenommenen Stärke zehrt, lässt sich dadurch nachweisen, dass an den Stärkekörnern meist allseitige starke Corrosion auftritt, die schliesslich bis zum Schwinden des Kornes führen kann; doch werden in den meisten Fällen nur die peripherischen Schichten des Kornes gelöst, offenbar in Folge der Abscheidung eines Ferments.

2. *Protomonas Spirogyrae* BORZI[1]).

Ist nach seinem ganzen Entwicklungsgange, sowie nach dem Charakter der einzelnen Zustände und endlich auch nach seinem biologischen Verhalten eine typische Pseudosporee, die sich am nächsten an *Protomonas amyli* anschliesst.

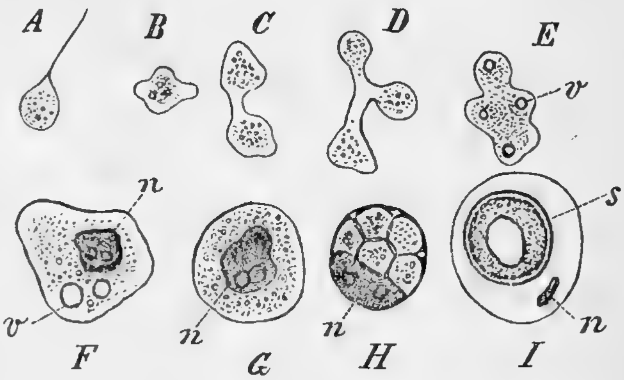


Fig. 47. (B. 493.)

Protomonas (Protochytrium) Spirogyrae BORZI. A Schwärmer-, B Amoeben-Zustand, C zwei Amoeben in Fusion begriffen, D drei Amoeben fusionirend. E Ein aus 4 Amoeben entstandenes Plasmod; jede der 4 Vacuolen (v) einer ursprünglichen Amoebe entsprechend. F Plasmod oder grössere Amoebe mit seinem aus gebräuntem Chlorophyll bestehenden Nahrungsballen n, und 2 Vacuolen. G Junge Zoocyste mit dem centralen Nahrungsballen (n), letzterer noch grün, Plasma noch nicht in Schwärmer zerfallen. H Eine etwas weiter entwickelte Zoocyste, der Nahrungsballen n zur Seite gedrängt, das Plasma in wenige Schwärmer umgebildet. I Sporocyste. s Dauerspore mit einem centralen Tropfen von Reserveplasma. n Nahrungsrückstand. (Alle Fig. nach BORZI, 350fach.)

Sie lebt wie *Pseudospora parasitica* CIENK. vom Inhalte gewisser Zygnemeen (z. B. *Spirogyra crassa* und *Zygnema cruciatum).* Die kleinen einciligen birnförmigen Schwärmer (Fig. 47, A) gehen in die Form von Amoeben (B) über, welche sich von denen der *Protomonas amyli* dadurch unterscheiden, dass sie nach BORZI nur schwache Entwicklung meist stumpfer Pseudopodien, also nicht Actinophrysform zeigen. Durch Verschmelzung von zwei oder mehreren Amoeben (Fig. 47, CD) werden kleine, durch den Mangel der Pseudopodien ausgezeichnete Plasmodien gebildet (E). Doch können auch die Amoeben ohne Verschmelzung, durch blosse Nahrungsaufnahme zur Grösse der Plasmodien gelangen. Amoeben wie Plasmodien nähren sich von Chlorophyll und Stärke der Wirthspflanzen und verwandeln die Chlorophyllmasse in bräunliche Ballen, die entweder ausgestossen werden zur Zeit der Fructification, oder im Plasmakörper eingebettet bleiben (Gn). Nachdem das Plasma sich abgerundet und mit zarter Membran umgeben hat, zieht es sich nach einer Seite zusammen, den Nahrungsballen nach der andern Seite drängend. Dann zerklüftet sich das Plasma in 2 bis 20 Schwärmer-

[1]) *Protochytrium Spirogyrae.* (Nuov. Giorn. bot. italiano Vol. XVI, 1884, No. 1, pag. 5.)

So entsteht die Schwärmer-bildende Zoocyste (H), deren Zoosporen nach Borzi durch Vergallertung der Cystenhaut frei werden.

Borzi fand auch die Sporocystenform auf (Fig. 47, I). Sie stimmt mit der von *Pseudospora parasitica* und *Protomonas amyli* überein, insofern innerhalb der einfachen etwa 30—40 mikr. weiten Cystenhaut das Plasma sich zur kugeligen oder ellipsoidischen glatten 15—25 mikr. dicken Spore (Is) contrahirt; letztere zeigt im Innern einen grösseren ellipsoidischen Körper (Reserveplasma). Der Sporocystenhaut fehlen im Gegensatz zu *Protomonas amyli* localisirte Verdickungen. Die von Borzi beobachtete Keimungsart der Dauersporen wurde bereits auf Seite 57 besprochen und abgebildet. Das Eindringen der Zoosporen in die Wirthspflanzen erfolgt in der Weise, dass sie sich nach Verlust der Cilien an die Membran der Wirthszelle anschmiegen, sie an einer eng umschriebenen Stelle auflösen und durch die so entstandene Oeffnung ins Innere einschlüpfen.

3. *Protomonas Huxleyi* Haeckel.

Wurde von Haeckel[1]) an pelagischen Diatomeen (Rhizosolenien) der Nordsee bei Bergen aufgefunden. Ihre Biologie ist noch unerforscht. Auch die morphologischen Verhältnisse bedürfen noch genauerer Untersuchung. Nach Haeckel's (z. Th. wohl noch zu prüfenden) Angaben bildet *Pr. Huxleyi* kugelige (etwa 0,03 Millim. im Diam. haltende) Zoocysten. Ihr aus feinkörnigem farblosen Plasma bestehender Inhalt zerfällt in eine grosse Anzahl kleiner (etwa 0,008 Millim. messender) Portionen, die zu einciligen birnförmigen Schwärmern werden. Auf welche Weise letztere aus der ziemlich derben Cystenhaut entleert werden, ist noch unbekannt. Im Wassertropfen des Objectträgers cultivirt gingen sie in den amoeboiden Zustand über, in welchem sie sich wahrscheinlich theilen und schliesslich actinophrysartige Gestalt annehmen. Ueber etwaige Plasmodienbildung fehlen noch Untersuchungen, ebenso über die Dauersporenbildung.

Gattung 4. *Diplophysalis* Zopf.

Das durchgreifendste Merkmal gegenüber den voraufgehenden Genera liegt in der Beschaffenheit der Sporocysten, insofern dieselben ausgestattet sind mit einer doppelten Cystenhaut: einer äusseren, primären, glatten und einer inneren secundären, mit oder ohne Skulptur versehenen. Plasmodienbildung fehlend oder doch unbekannt.

1. *D. stagnalis* Zopf.

Sie befällt, wie es scheint ausschliesslich, die vegetativen Organe der Armleuchtergewächse (Characeen). Besonders häufig beobachtete ich sie in den Schläuchen von *Nitella mucronata*, *N. flexilis* und *Chara fragilis*, wo sie das ganze Jahr hindurch, auch im Winter unter der Eisdecke haust und oft in jeder Zelle in einer Unzahl von Individuen angetroffen wird. Schon äusserlich macht sich die Krankheit bemerkbar durch eine Entfärbung der befallenen Theile oder ganzer Rasen resp. durch eine Verfärbung ins matt Orangegelbe. Unter dem Mikroskop gewahrt man in den Schläuchen zahlreiche kleine Körperchen, von mehr oder minder intensiv orangener, rothbrauner oder sepiabrauner Färbung. Sie stellen die Zoocysten dar und besitzen meist sphärische, bisweilen ellipsoidische oder eiförmige Gestalt. Im unreifen Zustande ist ihr von hyaliner Membran umhüllter Plasmakörper durchsetzt mit feineren oder gröberen orange- bis sepiafarbenen Partikelchen oder Klümpchen und (im Herbst und Winter, wo

---

[1]) Biologische Studien. Heft I, pag. 169. Taf. VI, Fig. 5—8.

die Wirthspflanzen Reservestärke aufgespeichert) auch mit Stärkekörnchen, oder von diesen allein. Sehr bald zieht sich nun das Plasma nach einer Seite hin zu einem meist meniskenförmigen Wandbelag zusammen und schiebt damit jene Nahrungsreste nach der anderen Seite; sodann zerklüftet es sich in eine Anzahl von Schwärmern, die je nach der Grösse der Cysten schwankt, im Minimum etwa 3, im Maximum 50, im Durchschnitt etwa 30 beträgt. Sie durchbohren an den verschiedensten Stellen die Zoocystenmembran und schwärmen nun in den Wirthszellen umher. Wenn Dutzende von Zoocysten sich gleichzeitig entleeren, so wimmelt es in den Zellen von Schwärmern. Letztere sind mit 1—2 Cilien versehen, lebhaft amoeboid, beim Schwärmen gestreckt spindelförmige Gestalt annehmend. Unter gewissen Bedingungen gehen sie lebhafte Zweitheilung ein. Sie können die Wirthszelle verlassen und in andere Nährzellen eindringen.

Die Amoeben, zu denen sich die Schwärmer in der Folge umwandeln, treiben lange feine Pseudopodien, welche die Stärkekörner und Chlorophyllkörner umspinnen, sie in Orange verfärben und in ihren Plasmakörper hineinziehen, wo sie zu später rothbraun oder chocoladenfarbigen Ballen oder Körnchen verarbeitet werden. Haben die Amoeben genügende Nahrung aufgenommen, so gehen sie wiederum in den Zustand der Zoocysten über.

Schliesslich erfolgt Sporocysten-Bildung (Fig. 11, V). Innerhalb der Cystenhaut (pr) contrahirt sich das Plasma unter Ausscheidung der Nahrungsrückstände (Stärkekörner, Chlorophyll) zu einem mehr oder minder regelmässig-morgensternförmig configurirten Körper, welcher eine entsprechend geformte Membran abscheidet, die secundäre Cystenhaut (Fig. 11, V s). Innerhalb dieser tritt eine nochmalige Contraction auf, welche zur Bildung der ellipsoidischen oder kugeligen Spore (sp) führt. Die glatte derbe Membran derselben, welche, wie die secundäre Cystenhaut, meist bräunliche Tinction erhält, umschliesst einen reich mit Reserveplasma durchsetzten Inhalt. Das Reservematerial, zunächst in mehreren stark lichtbrechenden Tropfen vorhanden, fliesst schliesslich zu einem grossen Körper zusammen, der den Kern stets verdeckt. (Bezüglich der Keimungsart sei auf die folgende Species verwiesen.)[1]

2. *Diplophysalis Nitellarum* Cienk.

Wurde von mir in *Nitella flexilis* und *mucronata*, sowie in mehreren *Chara*-Arten beobachtet, oft in Gemeinschaft von voriger Art, mit der sie nicht verwechselt werden darf. Entwicklungsgeschichtlich und biologisch stimmt sie mit *D. stagnalis* im Ganzen völlig überein, und unterscheidet sich nur durch die Beschaffenheit ihrer Sporocysten (Fig. 24, II—VII). Deren secundäre Haut besitzt nämlich nicht die morgensternförmige Configuration der vorigen Species, sondern erscheint glatt oder nur schwach und stumpf eckig und von der Seite her zusammengedrückt (Fig. 24, II) (von oben kugelig), was mit dem Drucke zusammenhängt, den der Nahrungsballen (n) ausübt. Zur Winterszeit enthält derselbe vorwiegend Stärkemassen, im Sommer braungefärbte Chlorophyllreste mit Stärke gemischt. Die Haut der kugeligen Dauerspore ist glatt und farblos. Im Innern gewahrt man eine grosse centrale Masse von Reserveplasma, und ausserdem meist einen peripherischen Belag bildende Körner derselben Substanz. Die Keimungsart der Dauerspore wurde im morphologischen Theile (pag. 54) geschildert.

---

[1]) Eine nähere Charakteristik dieser Species folgt in meiner Schrift: Zur Kenntniss der niederen Pilzthiere.

3. *D. Volvocis* CIENK.[1]).

Parasitirt in *Volvox globator*. Die kugeligen oder eiförmigen etwa 20 mikr. langen mit deutlichem Nucleus und monopolaren Cilien versehenen Zoosporen gehen allmählich in den Amoebenzustand über, die Cilien zunächst noch beibehaltend. Die Amoebe hat spitze, nicht zahlreiche Fortsätze, einen deutlichen grossen Nucleus und contractile Vacuolen. Sie bohrt sich in die *Volvox*-Colonie ein und verschlingt deren einzelne Zellen oder ganze junge Colonien. Hat sich der Parasit einmal eingestellt, so richtet er in wenigen Tagen die zahlreichen *Volvox*-Pflanzen der Cultur zu Grunde. Von fructificativen Zuständen hat CIENKOWSKI nur die Sporocysten nachgewiesen; ihre äussere Haut ist zart, ihre innere derb, doppelt contourirt, kugelig, sculpturlos, ca. 26 mikr. messend. Zwischen ihr und der ca. 5 mikr. messenden rundlichen Spore liegen die Nahrungsreste.[2])

Fam. 2. Gymnococcaceen ZOPF.

Von den Pseudosporeen sind sie in der Hauptsache dadurch wesentlich verschieden, dass ihre Dauersporen frei, also nicht innerhalb einer Cystenhaut entstehen; von den Plasmodiophoreen dadurch, dass diese Sporenfructification nicht in Form von Soris erfolgt. Bei der Fructification werden die Nahrungsrückstände stets ausgestossen.

Gattung I. *Gymnococcus* Z.

Unterscheidet sich von der folgenden Gattung *(Aphelidium)* dadurch, dass die Zoosporen innerhalb einer Zoocyste, und nicht als freie Sori entstehen. Parasiten in grünen Algen und Diatomeen.

1. *G. Fockei* ZOPF.

Lebt in verschiedenen Diatomeen (Synedren, Pinnularien, *Stauroneis Phoenicentron*, Cocconemen, Surirellen, Gomphonemen etc.), deren Endochrom aufzehrend. Aus den im Schwärmerzustande etwa spindeligen, mit zwei Cilien versehenen, etwa 9 mikr. messenden Zoosporen entwickeln sich grosse, die Endochromplatten aufzehrende, unregelmässige Amoeben, die sich später in kleinere theilen und das verdaute Endochrom in Form von braunen Körnern ausstossen. Hierauf gehen sie in bekannter Weise zur Bildung von Zoocysten über, welche etwa 3—12 Schwärmer entwickeln. Solche Cystenzustände wurden bereits von FOCKE beobachtet, aber irrthümlicher Weise für Fortpflanzungsorgane der Diatomeen selbst gehalten[3]). Ausserdem wurden von mir Dauersporen beobachtet, mit eckiger derber farbloser Membran, 7—10,5 mikr. im Durchmesser und einem grossen Tropfen von Reserveplasma. Sie treten gewöhnlich zu mehreren auf. Ihre Auskeimung bleibt noch zu beobachten.

2. *G. perniciosus* ZOPF.

Lebt in *Cladophora*-Zellen. Seine Schwärmer entwickeln sich zu grossen Amoeben, welche ein feines, den Inhalt der Wirthszelle durchsetzendes Schleimnetz bilden. Das Chlorophyll wird in braune Klümpchen verwandelt, die sammt der Stärke bei der Fructification ausgestossen werden. Ausser den ellipsoidischen schwärmerbildenden Zoocysten fand ich die Dauersporen. Sie sind kugelig bis

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Monaden. MAX SCHULTZE's Archiv, I, pag. 213.

[2]) Ebenda, pag. 214.

[3]) Physiologische Studien. Bd. 2.

ellipsoidisch, farblos, ohne Skulptur und reich an Körnern von Reserveplasma, die schliesslich zu einem grossen excentrischen Tropfen zusammenfliessen.[1])

3. *G. spermophilus* ZOPF.

Nährte sich vom Inhalt der Sporen einer blaugrünen Alge *(Cylindrospermum)* und bildete innerhalb derselben ellipsoidische Dauersporen mit glatter, derber, farbloser Membran, die bei der Keimung zu Zoocysten werden.

Der Chlorophyllinhalt der Wirthszellen wird in rothbraune Klümpchen verwandelt.

Gattung 2. *Aphelidium* ZOPF.

Weicht von *Gymnococcus* hauptsächlich darin ab, dass die Schwärmer nicht innerhalb einer Cystenhaut, sondern als freie Sori entstehen.

1. *Aphelidium deformans* ZOPF.[2])

Es bewohnt die vegetativen Zellen von Coleochaeten *(C. soluta* oder *C. irregularis)*. Seine parasitischen Wirkungen äussern sich in einer mehr oder minder starken Hypertrophie der Wirthszellen, verbunden mit mehr oder minder auffälligen Gestaltveränderungen derselben, sowie Verdickung und Faltung der Membran (Gallenbildung); überdies wird der Zellinhalt vollständig aufgezehrt und bis auf kleine braune Ballen und Stärkekörner verdaut.

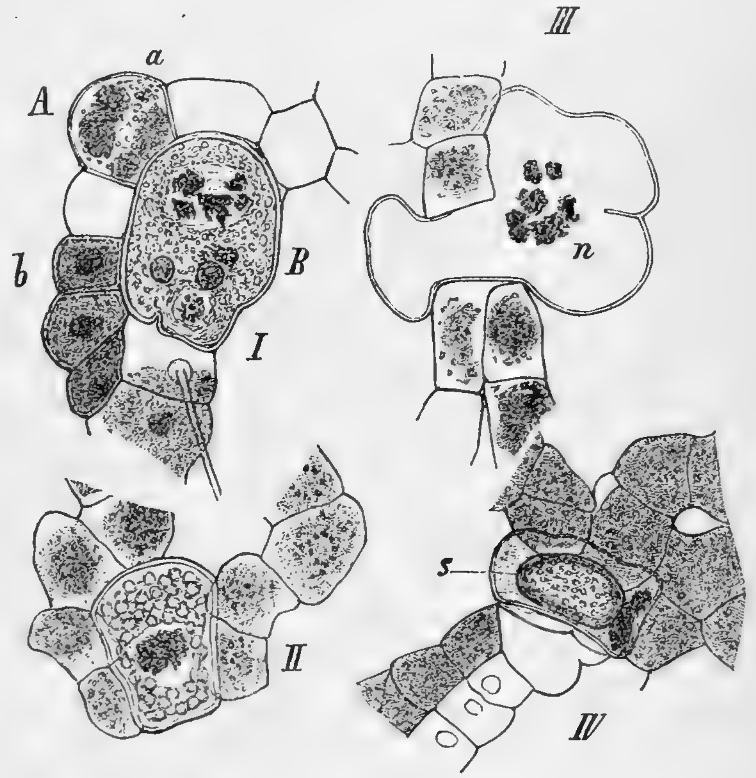


Fig. 48. (B. 494.)

Aphelidium deformans ZOPF. I Stück eines Thallus von *Coleochaete soluta* (?) A eine junge Galle mit der bei a angedeuteten jungen Amoebe. b normale Coleochaetenzellen. B eine entwickelte Galle. Die Membran der Zelle ist dick, an einer Stelle gefaltet. Das Innere ist ganz ausgefüllt von dem Parasitenplasma. Die dunklen z. Th. in Vacuolen liegenden Klümpchen und Körner sind braune Chlorophyllreste. II Stück eines Coleochaeten-Thallus mit einer entwickelten Galle. Das Parasitenplasma hat sich in eine grosse Anzahl von kugligen Schwärmern zerklüftet. III Eine eigenthümlich-unregelmässige Galle, aus der die Schwärmer ausgeschlüpft sind, n Nahrungsballen. IV Stück eines Coleochaeten-Thallus mit einer nicht stark entwickelten Galle, welche im Innern die Dauerspore (s) des Parasiten und daneben Nahrungsreste zeigt. (Alle Fig. ca. 50fach vergr.)

Der Entwicklungsgang ist folgender. Die winzige, kugelige, eincilige, 2 bis 3 mikr. messende Schwärmspore dringt durch die Membran der Wirthszelle und entwickelt sich daselbst zu einer Amoebe, die den Chlorophor, das Plasma und den Kern aufnimmt und in Folge dessen bald der Raum, der sich unterdess vergrössernden Wirthszelle ausfüllt (Fig. 48, I B). Das Chlorophyll wird zusammen-

[1]) Abbildungen werden an anderen Orten gegeben.

[2]) Die ausführliche Mittheilung über dieses interessante Object soll an anderer Stelle erfolgen.

geballt in Klümpchen, die allmählich gebräunt und in Vacuolen abgeschieden werden. Hierauf zerklüftet sich das Plasma, ohne vorher eine Haut abzuscheiden, in eine grosse Anzahl jener winzigen Zoosporen, bildet also einen Schwärmer-Sorus (Fig. 48, II).

Ausserdem fand ich die Dauersporen auf (Fig. 48, IV s). Sie entstehen, indem das von der Amoebe gebildete Plasma nach seitlicher Abscheidung der Nahrungsreste sich abrundet zu einem einzigen kugeligen, eiförmigen oder bohnenförmigen, ca. 12—30 mikr. langen Körper, der sich mit dicker brauner Membran umgiebt. Seine Keimung ist noch unbekannt.

Gattung 3. *Pseudosporidium* Z.

Pseudosporidium Brassianum Zopf.

Von Brass in Aufgüssen von Pflanzentheilen gefunden und näher untersucht[1]), auch von mir mehrfach in Algenkulturen angetroffen. Aus dem ein- oder zweiciligen Schwärmer entwickelt sich eine relativ grosse, mit wenigen meist stumpfen Pseudopodien versehene, gewöhnlich limaxförmige Amoebe (Fig. 3, I), die sich von Algenschwärmern, Bacterien u. dergl. nährt und unter ungünstigen Ernährungsbedingungen (Nahrungs-, Sauerstoffmangel etc.) Hypnocysten-Bildung eingehen können, in Form kugeliger, mit einfacher Haut versehener Körper (Mikrocysten), aus denen unter geeigneten Verhältnissen wiederum je eine Amoebe ausschlüpft. Schwärmer erzeugende Zoocysten, wie wir sie bei *Gymnococcus* vorfinden, scheinen hier zu fehlen. Dagegen ist die Fructification in nackten Dauersporen bekannt (Fig. 24, VIII). Dieselben erscheinen kugelig, farblos, mit einfacher, bisweilen auch doppelter dicker Haut, die an einer eng umschriebenen Stelle perforirt und mit einem Deckelchen versehen ist. Bei den von Brass näher untersuchten eigenthümlichen Keimungsvorgängen — im morphologischen Theile (pag. 56) näher charakterisirt und abgebildet — werden zahlreiche kleine Zoosporen erzeugt (Fig. 24, XIV a), welche an jener bedeckelten Stelle ausschlüpfen.

Gattung 4. *Protomyxa* Haeckel.[2])

Die Gattung *Protomyxa* ist vor allen anderen Zoosporen bildenden Monadinen ausgezeichnet durch ihren entwickelteren Plasmodienzustand. Er stellt nämlich ein relativ grosses, mit reicher Pseudopodienentwicklung, Verästelung und Netzbildung versehenes Gebilde dar, aus welchem schliesslich je eine Zoocyste entsteht mit sehr zahlreichen einciligen Schwärmern. Die Dauersporenform ist noch aufzufinden.

1. *Protomyxa aurantiaca* Haeckel.

Als Hauptnahrung dienen dieser eigenthümlichen, von Haeckel[3]) an der Küste der Canarischen Inseln (Lanzarote) auf Schalen von Seethieren *(Spirula Peronii)* entdeckten Art Bacillarien und Peridinien. Von fructificativen Stadien beobachtete Haeckel die Zoocysten. Dieselben erscheinen kugelig und sind mit orangefarbenen, feinkörnigen, von gröberen stark lichtbrechenden, rothen Körpern durchsetztem Plasmainhalt und mit relativ dicker, geschichteter, glasheller Membran versehen. Ihr Durchmesser betrug 0,12—0,2 Millim. Nach-

---

[1]) Brass, Biologische Studien. Heft I, pag. 70 ff., Taf. II, Taf. III.

[2]) πρωτόμυξα = Urschleim.

[3]) Biologische Studien. pag. 11, Taf. I, Fig. 1—12.

dem sich das Plasma etwas von der Wandung zurückgezogen, zerfällt es in einige hundert Schwärmer, die birnförmige Gestalt und eine dicke Cilie erhalten. Sie gehen in den Amoebenzustand über und können in diesem zu Plasmodien verschmelzen. Letztere erlangen unter Umständen relativ beträchtliche Grösse (0,5—1 Millim. im Diam.) und sind dann schon dem blossen Auge als orangerothe kleine Flecke wahrnehmbar. Ihre Pseudopodien können sich vielfach verzweigen und mit einander anastomosiren, sodass das Ganze netzartige Configuration zeigt. Man erhält in diesem Falle ein Bild, wie es ganz ähnlich die Plasmodien der höheren Mycetozoen darbieten. Amoeben und Plasmodien ziehen in den Plasmakörper Diatomeen und Peridinien hinein, um sie auszusaugen. Zerschneidet man grössere Plasmodien in Stücke, so bilden sich letztere zu selbstständigen Plasmodien aus. Unter Einziehung der Pseudopodien runden sich die Plasmodien schliesslich zu Kugeln ab, welche wiederum zu Zoocysten werden.

Fam. 3. Plasmodiophoreen.

Ihre Repräsentanten schmarotzen in phanerogamischen Land- und Süsswasserpflanzen, auf das Gewebe derselben hypertrophirende, zu auffälligen Geschwulstbildungen führende Wirkungen äussernd. Von vegetativen Zuständen besitzen sie die Schwärmer-, Amoeben- und Plasmodienform. Die Sporenfructification erfolgt in Soris; Zoocystenbildung fehlt.

Gattung 1. *Plasmodiophora* WOR.

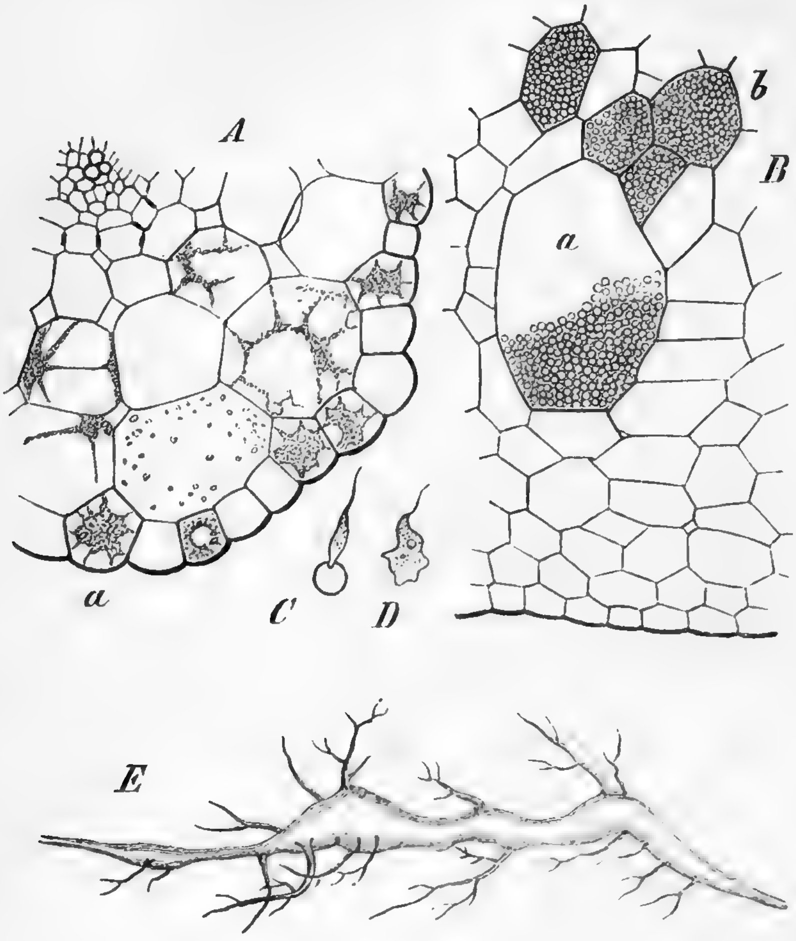
1. *Plasmodiophora Brassicae* WORONIN.

Sie siedelt sich an in den Wurzeln gewisser Cruciferen und zwar insbesondere der verschiedensten Kohlarten *(Brassica)*, (minder häufig der *Iberis umbellata* und der *Levkoje)* und ruft die sogenannte Hernie-Krankheit (auch Kohlkropf genannt) hervor, die sowohl in allen Ländern Europas, als auch aus Amerika bekannt ist und dem Kohlbau unter Umständen erheblichen Schaden zufügen kann, wie z. B. aus der WORONIN'schen Angabe hervorgeht, dass im Jahre 1869 in Russland fast die Hälfte der gesammten, daselbst bedeutenden Kohlernte vernichtet wurde. Die Symptome dieser Krankheit äussern sich in sehr auffälliger Weise, denn es treten an den unterirdischen Theilen sehr unregelmässige und meist unförmliche Anschwellungen auf, die an der Pfahlwurzel bisweilen Faustgrösse erlangen, an den Seitenwurzeln meist entsprechend kleiner ausfallen (Fig. 49, E). Infolge dieser Wucherungen gelangen die Kohlköpfe entweder gar nicht oder doch nur mangelhaft zur Ausbildung.

Der Entwicklungsgang stellt sich nach WORONIN folgendermaassen dar: Aus der Haut der winzigen, kugeligen (etwa 1,6 mikr. im Maximum messenden), zartwandigen, farblosen Spore schlüpft bei der Keimung in feuchter Erde ein winziger Schwärmer heraus (Fig. 49, C), dessen Plasmakörper eine contractile Vacuole besitzt und am vorderen zugespitzten Ende eine Cilie trägt. Dieser Schwärmer nimmt durch Bildung von Pseudopodien amoeboïden Charakter an (Fig. 49, D), kriecht nun zu den Wurzelhaaren und Oberhautzellen junger Kohlwurzeln hin und dringt in dieselben ein (Fig. 49, A a). Hier, sowie in dem darunter liegenden Rindenparenchym entwickelt er sich zu einem Plasmod, welches den Inhalt der Zellen aufzehrt. Ob ein solches Plasmod durch blosse Vergrösserung der Amoebe oder durch Verschmelzung mehrerer entsteht, konnte nicht festgestellt

[1] WORONIN, Plasmodiophora Brassicae, Urheber der Kohlpflanzen-Hernie (PRINGSH. Jahrbücher XI. pag. 548). Vergl. auch KNY, Bot. Zeit. 1879, pag. 538.

werden. Dadurch, dass die feinen Schleimstränge die Membranen der Zellen durchbohren, sich in deren Inhalt weiter spinnen und denselben aufzehren, wird natürlich ein Reiz auf die Zellen ausgeübt, der sowohl eine schnellere Theilung als eine Vergrösserung derselben zur Folge hat. Aus beiden Factoren ergiebt sich die Entstehung der Anschwellungen und Auswüchse.



(B. 495.) Fig. 49.

Plasmodiophora Brassicae WOR. A 90fach. Querschnitt durch eine junge Wurzel eines Kohlkeimlings, der durch *Plasmodiophora*-Sporen künstlich inficirt wurde. In den Epidermiszellen a sieht man amoebenartige oder plasmodienartige Zustände des Parasiten, in den darunter liegenden grösseren Zellen plasmodiumartige Stadien. B 90fach. Durchschnitt durch die Lamina eines Kohlblattes, das dem Laubspross eines Hernie-Auswuches angehörte. Man sieht eine Gruppe von Zellen (a b), die dicht mit den Sporen-Soris des Schmarotzers angefüllt sind. Die stark hypertrophirte Zelle a enthält zahllose Sporen, die nur zu einem Theile gezeichnet sind. C eine Spore, welche eben ihren Schwärmer entlässt. 660fach. D ein Schwärmer im Uebergang zur Amoebenform. 620fach. E Stück einer Nebenwurzel von einer jungen Blumenkohlpflanze, die durch den Parasiten hervorgerufenen Anschwellungen zeigend, in natürlicher Grösse. (Alle Figuren nach WORONIN.)

Die Plasmodien zeigen gewöhnlichen Plasmodiumcharakter, in eine farblose Grundsubstanz sind feine Körnchen, Oeltröpfchen und wenn die Zellen Stärke enthalten, auch Stärkekörner eingebettet. Dabei durchsetzen kleinere oder grössere Vacuolen die Schleimmasse, die ihre Form beständig, aber langsam verändert. Durch verdickte Membranen wird der Uebertritt der Schleimmasse von einer Zelle zur andern durch die Tüpfel erleichtert. Bei starker Anhäufung der Schleimmasse ist das Lumen der Zelle bisweilen fast ganz von derselben ausgefüllt. Nach gehöriger Ernährung und starker Ansammlung des Plasmas erfolgt dessen Zerklüftung in Sporen. Eingeleitet wird dieser Prozess durch eine intensive Vacuolenbildung, die die Plasmamasse in ein feines Netzwerk verwandelt. Dann verschwinden diese und gleichzeitig sammelt sich das Plasma um zahlreiche Centren zu kleinen runden Körperchen an, die nach und nach bestimmten Contour erhalten. Sie stellen die gewöhnlich das ganze Lumen der Zelle als einen maulbeerartigen Haufen erfüllenden Sporen dar (Fig. 49, B a b), die durch die nicht zur Fructification verwandte Schleimsubstanz verkittet werden.

Die Ausbildung der Sporen erfolgt also nicht innerhalb einer besonderen Membran (Cystenhaut), sondern sie entstehen frei (ähnlich wie bei den Sorophoreen: Guttulineen, Dictyosteliaceen); die Membran wird gewissermassen ersetzt durch die Wandung der Wirthszelle. Schliesslich sind die meisten befallenen Wirths-

zellen von Sporen-Soris ausgefüllt. Der Parasit besitzt demnach ausserordentliche Fertilität. In Freiheit gelangen die Sporen schliesslich dadurch, dass die Wurzeln in Fäulniss gerathen und zu einer jauchigen Masse zerfliessen. Die Verbrennung alter inficirter Kohlstrünke, eine rationelle Wechselwirthschaft und sorgfältige Auswahl der Keimpflanzen dürften nach WORONIN geeignete Mittel sein, um die Krankheit zu beschränken.

Gattung 2. *Tetramyxa* GÖBEL.

Ein Vergleich mit *Plasmodiophora*, soweit er nach den entwiklungsgeschichtlichen Daten GÖBEL's[1]) möglich ist, ergiebt als Hauptunterschied den, dass die Plasmodien sich zunächst in Plasmaportionen segmentiren, welche Sporenmutterzellen darstellen. Letztere theilen sich später in zwei, dann in 4 Tochterzellen, welche den Charakter von Sporen annehmen und zu Tetraden verbunden bleiben.[2])

1. *T. parasitica* GÖBEL.

Sie siedelt sich nach GÖBEL in Wasserpflanzen, speziell der *Ruppia rostellata* an, und ruft sowohl an Stämmchen und den Inflorescenz-Stielen, als auch an den Blättern auffällige localisirte Gewebswucherungen in Form von rundlichen, erbsengrossen bis centimeterdicken Knöllchen hervor. Anfänglich weisslich, gelbgrünlich oder röthlich nehmen diese »Gallen« gegen den Herbst hin bräunliche Färbung an. Ein Querschnitt zeigt, dass der Gewebscharakter ein ausschliesslich parenchymatischer ist. Dabei lässt sich aber schon mikroskopisch deutlich ein durch lufthaltige Intercellularräume weiss gefärbter Rindentheil von einer dunkelbraun gefärbten umfangreicheren centralen Partie unterscheiden. Die Zellen dieser letzteren sind erfüllt mit zahlreichen, zu Tetraden vereinigten Sporen, deren Membranen glatt und farblos erscheinen. Jene Braunfärbung rührt offenbar her von verändertem Inhalt der Wirthszellen.

Jüngere Knöllchen zeigen in den Zellen der inneren Partie ein Plasmodium, theils in zusammenhängenden Massen, theils in Form von Strängen. Es ist mit zahlreichen, an Alkohol-Material auch ohne Tinction nachweisbaren kleinen Kernen durchsetzt. In der Rindenpartie liessen sich Plasmodien nicht nachweisen, die Zellen enthielten hier zahlreiche grosse Stärkekörner, kleinere waren auch in den Zellen des Centrums zu finden. In den jüngsten Knöllchen endlich war eine solche Differenz noch nicht sichtbar, die Zellen hatten annähernd gleiche Beschaffenheit, Plasmodien liessen sich auch in den äusseren nachweisen. Die Art, wie sich aus den Plasmodien Sporen bilden, wurde bereits oben erwähnt. Das Keimprodukt und seine Entwicklung zum Plasmodium bleibt noch festzustellen.

Zweite Abtheilung.

Eumycetozoen — Höhere Pilzthiere.

Gruppe I. Sorophoreen — Sorusbildner.

(= Acrasieen VAN TIEGH. = Myxomycetes aplasmodiophori BREF.)

Sie bilden nach mehreren, aus den Untersuchungen BREFELD's, CIENKOWSKI's, VAN TIEGHEM's und FAYOD's sich ergebenden Gesichtspunkten eine höchst eigen-

[1]) *Tetramyxa parasitica* in Flora 1884, No. 23. Taf. VII.

[2]) Bis die Lücken der Entwicklungsgeschichte ausgefüllt sind, mag die Gattung in der Nachbarschaft von *Plasmodiophora* bleiben, der sie biologisch und morphologisch am nächsten zu stehen scheint.

thümliche Gruppe. Bezüglich der vegetativen Stadien unterscheiden sich ihre Repräsentanten von allen übrigen Eumycetozoen zunächst in dem beachtenswerthen Mangel des Zoosporen-Stadiums. Aus der Spore gehen nämlich stets nur Amoeben (und zwar in der Einzahl) hervor, die auch später niemals zu Schwärmern werden (wie es z. B. bei Ceratium geschieht). Ein anderes Characteristicum liegt in der von van Tieghem und Brefeld entdeckten und mit Recht betonten Bildung von unechten Plasmodien (Pseudoplasmodien, Aggregatplasmodien, s. morphol. Theil)[1]. Endlich wäre hervorzuheben die sehr eigenthümliche Fructification: Die Amoeben des Pseudoplasmodiums theilen sich in die Arbeit, eine Anzahl derselben lagert sich reihenweise zusammen, einen Stiel formirend; an diesem wandern die übrigen in die Höhe und bilden in der oberen Region einen Amoebenhaufen, der dadurch, dass jede Amoebe sich in eine Spore umwandelt, zum Sporenhaufen (Sorus) wird. Doch kann diese Entwicklung sich vereinfachen dadurch, dass die Stielbildung unterbleibt. Es findet hier also gar keine Sporocystenbildung statt, die Sporen sind nackt. In dem Mangel echter Plasmodien einer- und der Sporencysten andererseits ist offenbar eine einfachere, niedere Stufe der Organisation gegenüber den übrigen Eumycetozoen ausgesprochen.[2])

Auch in biologischer Beziehung haben die Repräsentanten der in Frage stehenden Gruppe etwas Einheitliches. Sie bewohnen nämlich fast ausnahmslos thierische Excremente. Man kann zwei Familien unterscheiden:

A. Guttulineen.

Sie sind im Allgemeinen einfacher organisirt als die Dictyosteliaceen. Bei *Copromyxa* kommt es nach Fayod überhaupt noch nicht zu einer bestimmt ausgesprochenen Pseudoplasmodienbildung, und für die noch näher zu untersuchende *Guttulina* Cienk. lässt sich dasselbe vermuthen. Die Amoeben repräsentiren die Limaxform (Fig. 3, VII, Fig. 31, IV), kriechen entweder einfach sämmtlich auf einen Haufen zusammen und werden nun zu Sporen *(Copromyxa)* oder ein Theil derselben wird zur Bildung eines wenig entwickelten Stieles verwandt *(Guttulina)*. Ausserdem kennt man noch eine Hypnocystenbildung (Mikrocysten) (Fig. 36, CDE).

Gattung 1. *Copromyxa* Z.

Der einzige Repräsentant *C. protea* (Fayod) = *Guttulina protea* Fayod[3]) wurde von dem genannten Autor auf Excrementen von Kühen und Pferden entdeckt, woselbst er in 1—3 Millim. hohen, gelblichweissen Häufchen auftritt, welche isolirte oder an der Basis vereinigte aufrechte Spindeln, Hörner, Keulen oder Wärzchen darstellen (Fig. 31, I II). Diese Körperchen zerfallen, ins Wasser gebracht, in eine grosse Anzahl stark lichtbrechender, bohnenförmiger bis fast dreieckiger, farbloser oder schwach gelblicher Sporen (Fig. 31, III), deren schwankende Grösse etwa 14 mikr. in der Länge und 9 mikr. in der Breite beträgt. In ihrem feinkörnigen Inhalt gewahrt man einen relativ grossen Kern und an den beiden Polen Vacuolenbildung.

In verdünntem reinen Mistdecoct (nicht aber in Wasser) keimen sie in der

---

[1]) Wegen des Mangels der echten Plasmodienbildung bezeichnete Brefeld die Gruppe als *Myxomycetes aplasmodiophori* (Schimmelpilze. Heft VI).

[2]) Vergleiche auch de Bary, Morphologie und Biologie der Pilze. 1884, pag. 475.

[3]) Beitrag zur Kenntniss niederer Myxomyceten. Bot. Zeit. 1883. No. 11.

Weise aus, dass der gesammte Inhalt in Form einer einzigen grossen Amoebe durch ein selbstgebohrtes Loch seitlich austritt (Fig. 31, IV). Sie erhält alsbald *Limax*-Gestalt, zeigt eine contractile Vacuole am hinteren Ende, sowie den Kern, und bewegt sich durch Vorschieben eines breiten Hyaloplasma-Saumes vorwärts (Fig. 3, VII, 31, IV). Unter gewissen Verhältnissen erfolgt ein eigenthümliches Vorschnellen der Amoeben um das Zwei- bis Dreifache ihrer Körperlänge, die durchschnittlich 16—22 mikr. beträgt. Es werden feste Körper aufgenommen (z. B. Bacterien) und ihre unverdaulichen Reste am hinteren Ende ausgestossen. Die Amoeben gehen Zweitheilung ein, indem sie sich fast bis zur Kugel abrunden, dann strecken und endlich in der Mitte einschnüren. Beachtenswerth ist die Tendenz der Amoeben sich anzuhäufen, es liegt hierin ein Schritt zur Plasmodienbildung, wie wir ihn bei dem verwandten *Dictyostelium* finden. Schliesslich schreiten die Amoeben wieder zur Sporenbildung Sind erst einzelne Sporen gebildet, so wandern andere Amoeben hinzu, legen sich dicht an jene an und gehen nun ihrerseits in den Sporenzustand über. Da auf trocknen Mistculturen die Amoeben gewöhnlich nicht alle neben, sondern zum Theil über einander kriechen, so entstehen die eingangs erwähnten Sporenhäufchen (Sori [Fig. 31, I, II]). Sie unterscheiden sich von einer *Guttulina*- oder *Dictyostelium*-Fructification nur dadurch, dass die sie bildenden Amoeben alle gleichwerthig sind, eine Differenzirung in stielbildende und sporenbildende also nicht eintritt.

Anders verläuft die Entwicklung der Amoeben bei Ungunst der Ernährungsbedingungen. In concentrirter oder durch Spaltpilze verunreinigter Nährflüssigkeit nämlich wandeln sich die Amoeben zu Hypnocysten um, indem sie sich abrunden, eine grosse Vacuole im Innern bilden und mit Membran umgeben, die schliesslich dick, runzelig oder wellig erscheint und sich ins Gelbe bis Braune verfärben kann (Fig. 36, C—E). Diese Kugeln messen etwa 12—15 mikr. Unter Umständen zieht sich das Plasma von der primären Membran zurück und bildet eine dicke secundäre (Fig. 36, C) oder selbst tertiäre (Fig. 36, E). Bei der in Mistdecoct leicht erfolgenden Keimung schlüpft aus der Hypnocyste eine Amoebe von bekanntem Charakter hervor (Fig. 36, D).

Gattung 2. *Guttulina* Cienk.

1. *G. rosea* Cienk. wurde von ihrem Entdecker auf faulendem, mit Flechten bewachsenen Holz beobachtet. Mit der Loupe betrachtet stellt ihr fructificativer Zustand winzige, kurzgestielte und dabei roth gefärbte Köpfchen dar. Eine stärkere Vergrösserung lehrt, dass der Stiel (nach Art der Dictyosteliaceen) zellige Struktur zeigt, denn er ist oben zusammengesetzt aus keilförmigen, am Grunde aus gerundeten Zellen. Man sieht ferner, dass das Köpfchen, dessen Durchmesser etwa 0,07 Millim. hält (entsprechend der Länge des Stieles), aus runden Sporen besteht. Ihre Membran zeigt sich mit feinen Wärzchen bedeckt und umschliesst einen rosenrothen Inhalt mit deutlichem Nucleus. In Wasser gesäet keimen diese Sporen mit einer Amoebe aus, die gleichfalls den Nucleus und eine contractile Vacuole erkennen lässt. Ihre Pseudopodien sind gerundet, ihre gleitende Bewegung erinnert an *Amoeba limax*. Die weitere Entwicklung (etwaige Plasmodienbildung und Entstehung der Fructification) ist noch unbekannt[1]).

---

[1]) Das Vorstehende ist einer brieflichen Mittheilung entnommen, die Herr Prof. Cienkowski mir freundlichst zukommen liess.

2. *Guttulina aurea* van Tieghem[1]). Lebt auf Pferdemist und steht morphologisch der vorigen Species sehr nahe. Der kugelige Sorus zeigt Stielbildung, goldgelbe Färbung und winzige, 4—6 mikr. messende kugelige Sporen.

3. *Guttulina sessilis* van Tieghem[2]). Sie ward vom Autor auf faulenden Saubohnen gefunden. Der Sorus stellt ein einfaches milchweisses Tröpfchen dar, das keinerlei Stielbildung darbietet, und darum passt die Art vielleicht eher in den Rahmen der vorigen Gattung. Ihre Sporen sind oval, farblos, 8 mikr. lang und 4 mikr. breit.

B. Dictyosteliaceen Rostaf.[3]).

Wir finden die Vertreter dieser kleinen Familie, die namentlich durch Brefeld's und van Tieghem's Untersuchungen näher bekannt geworden sind, in zweifacher Hinsicht höher entwickelt, als die Guttulineen: denn einerseits treten die Amoeben zu deutlich ausgeprägten Aggregat-Plasmodien zusammen, andererseits steht auch die Sorusbildung insofern auf einer höheren Stufe, als die Sorusträger (Sorophoren) in Form wohlentwickelter, einfacher oder selbst Pseudoverzweigungen aufweisender Stiele auftreten, und die Sori selbst bereits ganz bestimmte Formen, meist Kugelgestalt, annehmen. Habituell erinnert die fertige Sorus-Fructification so lebhaft an die Fruchtträger der Mucorineen, dass man früher, wo man die Entwicklungsgeschichte nicht ausreichend berücksichtigte, in *Dictyostelium* ein Uebergangsglied finden zu dürfen glaubte zwischen Mycetozoen und Phycomyceten. Die Amoeben zeigen nicht die Limaxform der Guttulineen, vielmehr entwickeln sie kleine spitze Pseudopodien.

Gattung 1. *Dictyostelium* Brefeld.

Die Stiele (Sorophoren) treten im Gegensatz zu *Polysphondylium* auf in einfacher, d. h. unverzweigter Form, die Sporen des Sorus sind ohne besondere Ordnung zusammengelagert. Unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen gehen die Amoeben Mikrocystenbildung ein.

1. *D. mucoroides* Bref.[4]).

Auf Excrementen phytophager Säugethiere (Kaninchen, Pferd) ziemlich häufig, lässt sich dieser Organismus in Mistdecoct auf dem Objectträger leicht cultiviren und, wie Brefeld zeigte, nach seinem ganzen Entwicklungsgange klar verfolgen. Aus der winzigen, verlängert ellipsoidischen, durchschnittlich 4 mikr. in der Länge und 2,4 mikr. in der Dicke messenden Spore entsteht eine winzige Amoebe, die durch einen polaren Riss austritt. Sie besitzt sehr feine kurze Pseudopodien, eine kleine Vacuole und einen winzigen, nur durch Färbungsmittel deutlich nachweisbaren Kern. Nach ihrer Vergrösserung durch Nahrungsaufnahme, gehen die Amoeben Vermehrung durch Zweitheilung ein, wonach die

---

[1]) Sur quelques Myxomycètes à plasmode agrégé. Bull. de la Soc. bot. de France 1880. pag. 320.

[2]) l. c. pag. 320.

[3]) Rostafinski, Versuch eines Systems der Mycetozoen 1873, und Monographie, pag. 217. Cooke, Myxomycetes, pag. 54.

[4]) *Dictyostelium mucoroides* in Abh. der Senkenb. naturf. Gesellschaft. Bd. VII, und Schimmelpilze, Heft VI. — Coemans, Spicilège mycologique. Extr. des bull. de l'Academie roy. de Belg. Sér. 2. tom. XVI.

Theilstücke ihrerseits zu noch grösseren Amoeben heranwachsen mit grösserer Vacuole und grösserem, schon ohne Reagentien wahrnehmbaren Kern.

Das nicht seltene Vorkommen von Sporen in solchen Amoeben beweist deren Fähigkeit, feste Körper aufzunehmen. Später ändert sich das Aussehen der Amoeben, ihr Inhalt wird homogener, feinkörniger, der Zellkern deutlich, die Vacuole kleiner, langsamer pulsirend, die Pseudopodienbewegung träger. Nunmehr erfolgt ihr Zusammentreten zu Aggregat-Plasmodien. Zunächst bildet sich ein Anhäufungscentrum, nach welchem in strahlenförmig geordneten Gruppen die Amoeben hin wandern, sodass man etwa das Bild einer grossen Amoebe erhält (Fig. 5). Im Centrum des Ganzen lagern sich die Amoeben so dicht, dass man sie einzeln nicht mehr unterscheiden kann und eine scheinbare homogene Masse zu Stande kommt; doch wird bei Anwendung von schwachem Druck leicht wieder eine Trennung in die Einzelamoeben herbeigeführt. Wie bereits früher hervorgehoben, hat das Pseudoplasmodium nur transitorischen Charakter, indem sein Centrum sich sofort anschickt zur Bildung eines mit einfachem Stiel versehenen Sorus. Es entsteht zunächst eine stumpfe Proeminenz, die sich in dem Maasse vergrössert, als die Amoebenmasse nach ihr hinwandert. Im axilen Theile dieser Proeminenz erlangen eine Anzahl von Amoeben durch Wasseraufnahme besondere Grösse und lagern sich unter Abscheidung von Membranen in ein oder mehreren Reihen übereinander, den Stiel bildend. An ihm kriecht die noch übrige Masse von nicht durch Wasseraufnahme sich vergrössernden Amoeben hinauf, um einen kugeligen oder gestreckt-ellipsoidischen Haufen zu bilden. Jede derselben wird durch Abrundung und Membranbildung zur Spore. (Vergl. auch pag. 67 und Fig. 32.)

Unter ungünstigen, noch nicht genau ermittelten Ernährungsbedingungen wird die Entwicklung der Amoeben zu Pseudoplasmodien und Sporen gehemmt. Die Amoeben gehen infolge dessen Mikrocystenbildung ein, wie sie bereits auf pag. 90 charakterisirt wurde. Nach vorheriger Austrocknung und darauf folgender Benetzung mit Mistdecoct keimt jede Mikrocyste zu einer Amoebe aus, die an einer eng umschriebenen Stelle die Membran durchbohrt. VAN TIEGHEM machte die Beobachtung, dass unter ungünstigem Nährverhalten die Amoeben Pseudopodien trieben, welche sich ablösten, abrundeten und encystirten. Er beobachtete diesen Prozess auch bei *Acrasis granulata.*

2. *D. roseum* VAN TIEGHEM[1]).

v. TH. fand diese Art auf verschiedenen Excrementen, besonders auf Kaninchenkoth. Sie unterscheidet sich von der vorigen sowohl durch die lebhaft rothe Farbe ihrer kugeligen Sori, als auch durch die Dimensionen der Sporen (8 mikr. Länge auf 4 mikr. Breite im Mittel).

3. *D. lacteum* VAN TIEGHEM[1]).

Vom Autor auf verdorbenen Hutpilzen gefunden. Der auf einreihigem Stiel befindliche Sorus bildet ein milchweisses, aus sehr kleinen kugeligen (2 bis 3 mikr. messenden) Sporen bestehendes Tröpfchen.

Gattung 2. *Acrasis* VAN TIEGH.[1]).

Von den beiden anderen Dictyosteliaceen-Genera ist die Gattung *Acrasis* im Wesentlichen nur dadurch ausgezeichnet, dass bei ihr die Sporen der Sori eine besondere Anordnungsweise zeigen, sofern sie nämlich in rosenkranz-

---

[1]) Sur quelques Myxomycètes à plasmode agrégé. Bull. de la Soc. bot. de France 1880, pag. 317.

förmigen Ketten über einander gelagert sind. Im Uebrigen ist Bau und Entwicklung dieselbe, wie bei jenen Gattungen.

1. *A. granulata* VAN TIEGH.

Sie wurde von ihrem Entdecker auf in Kuchenform ausgebreiteten Bierhefemassen beobachtet, wo ihre Fructification in Form schwarzer Flecken auftrat. Der gerade Stiel dieser Art, aus einer einzigen Zellreihe gebildet, trägt eine terminale rosenkranzförmige Reihe von Sporen. Letztere, von kugeliger Form, braun-violetter Farbe und fein-warziger Membran, messen etwa 10—15 mikr. Die unterste Zelle des Stiels erweitert sich am Grunde handförmig. Unter gewissen Verhältnissen baut sich der Sorophor aus mehreren (bis 12) Reihen von Zellen auf, deren jede nach oben mit einer Sporenkette abschliesst.

Auf diese Weise entsteht eine Form, welche an ein *Coremium* erinnert. Unter ungünstigen Ernährungsbedingungen gehen die Amoeben Microcystenbildung ein. Eine Encystirung abgeschnürter Amoeben-Pseudopodien kommt nach VAN TIEGH. auch hier vor. (Vergl. *Dict. mucoroides.)*

Gattung 3. *Polysphondylium* BREF.

Der hauptsächlichste Charakter dieser Gattung findet seinen Ausdruck in dem Auftreten eines Sori-Standes in racemöser Form (Fig. 32, VII). Bezüglich der Art und Weise wie sich derselbe bildet, verweise ich auf die im morphologischen Theile gemachten kurzen Angaben (pag. 69). Die Mikrocystenform fehlt.

1. *P. violaceum* BREF.

Von BREFELD auf Pferdemist in Italien entdeckt. Von dem senkrecht vom Substrat sich erhebenden, wenigstens 1 Centim. hohen Haupt-Sorophor gehen seitliche Sorophoren ab, die meist so angeordnet sind, dass sie Wirtel bilden. Die grössten Sori-Stände weisen bis 10 Wirtel auf, die untersten Wirtel sind 5—6, die oberen 2—3 gliedrig (Fig. 32, VII).

Bezüglich der Struktur stimmen die übrigens schwach-violetten Sorophoren mit denen von *Dictyostelium* überein: die schmäleren sind aus 1—2 Zellreihen (Fig. 32, I, II), die kräftigeren aus 3 bis mehreren aufgebaut. Alle tragen kugelige violettblaue Sori, gebildet aus zahlreichen, ellipsoïdischen, etwa 8 mikr. langen und 5 mikr. breiten Sporen. Bei der Keimung, der eine Anschwellung vorausgeht, tritt aus einem polar entstehenden Riss eine winzige Amoebe aus vom gestaltlichen Charakter der *Dictyostelium*-Amoeben, mit denen sie auch bezüglich der weiteren Entwicklung im Wesentlichen übereinstimmt.

Gruppe II: Endosporeen.

Morphologisch weicht diese Gruppe von den Sorophoreen in drei sehr wichtigen Punkten ab. Zunächst ist die Thatsache bemerkenswerth, dass die Glieder dieser Gruppe das den Sorophoreen mangelnde Schwärmstadium besitzen, und zwar geht letzteres unmittelbar aus der Spore hervor, bei deren Keimung. In diesem letzteren Moment spricht sich zugleich eine Abweichung aus von der dritten Gruppe der Eumycetozoen, den Exosporeen, wo das unmittelbare Produkt der Sporenkeimung eine Amoebe ist, die sich später erst, nach ihrer Theilung, in Schwärmer umwandelt. Als zweite, besonders durchgreifende Differenz ist hervorzuheben, dass der plasmodiale Zustand den Charakter eines echten, also eines Fusionsplasmodiums trägt. Und ferner bleibt zu betonen, dass die Sporenbildung sich auf endo-

genem Wege vollzieht, also nicht in Soris und nicht an der Spitze von Basidien, wie letzteres für die Gruppe der Exosporeen charakteristisch erscheint, sondern im Innern von Sporocysten. Ein nie fehlendes Attribut der Endosporeen ist endlich die Capillitiumbildung[1]). Doch auch in biologischer Beziehung existirt zwischen Sorophoreen und Endosporeen ein gewisser Unterschied, insofern die ersteren Mistbewohner sind, die letzteren vorzugsweise faulendes Holz und sonstige todte Pflanzentheile zu ihrem Substrat erwählen.

Ordnung 1. Peritricheen.

Zu der folgenden Gruppe, den Endotricheen, treten die Repräsentanten der vorliegenden dadurch in scharfen Gegensatz, dass sich ihr Capillitiumsystem anstatt im Innern der Frucht, an der Peripherie derselben entwickelt in Gestalt eines zusammenhängenden gitterartigen Gerüstes, das der Fruchtwand von innen angelagert ist und gewissermaassen als ein System von Verdickungen derselben betrachtet werden könnte. Im Hinblick auf die ausserordentliche Zartheit gerade derjenigen Wandtheile, an denen das Capillitium auftritt, dürfte demselben ohne Zweifel eine mechanische Bedeutung, nämlich die Bedeutung einer Versteifungseinrichtung zugesprochen werden. Mit dem Mangel eines endocarpen Capillitiums hängt jedenfalls auch die Abwesenheit jeglicher Columellenbildung zusammen.

Die Theile des peripherischen Gerüstes sind fast ausnahmslos in doppelter Form ausgeprägt: in Form von Platten und von Strängen. Dabei lässt die Combination beider Formen eine gewisse Mannigfaltigkeit erkennen, da sie, wie bereits früher gezeigt, bald dem Strahlentypus (Fig., 21, I), bald dem Leitertypus (Fig. 19, III), bald dem Laternentypus (Fig. 19, I) oder aber unregelmässigerer Anordnung folgt.

Bald nach der Fruchtreife obliteriren die zwischen den Verdickungssträngen oder Platten gelegenen Theile der zarten Sporocystenhaut, und es verstäuben nun die Sporen durch die Lücken des stehenbleibenden Capillitiumgerüstes.

In biologischer Beziehung bleibt noch der Hinweis, dass die vegetativen Stadien, die zumeist in faulendem Holze leben, beim Eintritt der Fructification niemals Kalk ausscheiden; ob sie überhaupt keine Kalksalze aufnehmen, ist noch unentschieden.

Fam. 1. Clathroptychiaceen Rostafinski.

Zu den folgenden Familien treten die Clathroptychiaceen in einen gewissen Contrast durch zwei wichtige Momente; einmal durch den gänzlichen Mangel einer Stielbildung und andererseits durch die Formation von Fruchtcomplexen (Aethalien), die bei den Cribrariaceen bisher nie beobachtet wurden. Dazu kommt noch, dass das peripherische Gerüst bezüglich seiner Ausbildung im Allgemeinen einfachere Verhältnisse darbietet, als bei der folgenden Familie, insofern nämlich, als seine Elemente nicht nach dem Netztypus angeordnet sind; ja die eigentliche Capillitiumbildung kann sogar gänzlich unterbleiben.

Gattung 1. *Clathroptychium* Rostafinski.

Die Gattung zeichnet sich zunächst darin aus, dass ihre Aethalien zusammengesetzt sind aus einer einzigen Schicht prismatischer Früchtchen, die nach Art einer Bienenwabe angeordnet erscheinen (Fig. 27, I, II, III). Eine gemeinsame Hülle fehlt. Die Seitenwandungen der Sporocysten sind sehr dünn und vergäng-

[1]) Die wenigen Ausnahmen in dieser Beziehung kommen hier nicht in Betracht.

lich. Dagegen die den Endflächen des Prismas entsprechenden Membrantheile (Fig. 19, I ab) derb und resistent. Zwischen ihnen wird eine Verbindung hergestellt durch solide wandständige, meist einfache Capillitiumstränge, welche so gelagert sind, dass sie in den Kanten der Prismen verlaufen, daher sehr weite Zwischenräume zwischen sich lassen (Fig. 19, I, Fig. 27, IV k).

1. *Clatroptychium rugulosum* WALLROTH[1]).

Diese zu den schönsten und eigenartigsten, aber auch selteneren Mycetozoen gehörige Species wählt todte Zweige und faulende Baumstämme und Stümpfe, besonders der Buchen zum Substrat. Ihre von FUCKEL beobachteten Plasmodien zeichnen sich durch lebhaftrothes Colorit aus. Auch die Färbung der Aethalien ist im Jugendstadium scharlachroth, um später ins Leberbraune, Olivenbraune, Gelbbraune oder Rothbraune, seltener ins Bleigraue überzugehen. Dabei erscheint die Oberfläche fast immer von fettartigem Glanze.

Die Aethalien besitzen die Gestalt sehr niedriger, flacher, im Umriss rundlicher oder länglicher Scheibchen oder Polsterchen, die wohl nur selten den Diameter von 1½ Centim. überschreiten dürften. Auf den ersten Blick bieten sie durch ihr bienenwabenartiges Ansehen eine gewisse Aehnlichkeit dar mit manchen flachen Formen von *Tubulina cylindrica.* Die relativ sehr kleinen und darum mit blossem Auge nicht wohl unterscheidbaren Einzelfrüchtchen stehen in senkrechter Richtung, meist zu Hunderten beisammen, eines dicht an das andere gedrängt (Fig. 27, I), aber doch nicht so innig unter einander verbunden, dass nicht ein leichter Druck sie aus ihrem Verbande zu lösen vermöchte. Aus dem gegenseitigen Drucke, den sie bei so dichter Zusammenlagerung erfahren, resultirt ihre prismatische Form (Fig. 19, I). Doch wechselt Zahl und Breite der Seiten dieser Prismen, wie die Betrachtung der Aethalien von der Ober- und Unterseite lehrt (Fig. 27, II, III). Beide Seiten weisen nämlich gleich- oder ungleichseitige Dreiecke, Vierecke und Polygone auf, deren Durchmesser oft innerhalb ziemlich weiter Grenzen variiren.

Von ganz besonderer Eigenthümlichkeit erscheint der Umstand, dass die an den Seiten der Prismen so überaus zarte, aus diesem Grunde frühzeitig obliterirende und zur Zeit völliger Fruchtreife meist schon völlig verschwundene Membran an dem freien Ende sowohl, als an dem basalen schwach verdickt und gebräunt erscheint. In Folge dessen bleiben diese Membrantheile erhalten in Form von Kappen, die, entsprechend der Zahl der Kanten des Prismas, mehrere (3—7) Zipfel zeigen, welche sich unmittelbar fortsetzen in die in den Kanten der prismatischen Früchtchen liegenden Capillitiumstränge (Fig. 19, I ab, Fig. 27, V). Letztere sind fadenförmig, dünn aber derb, solid, einfach, häufig aber auch mit kürzeren oder längeren, blind endigenden oder mit benachbarten Strängen anastomosirenden Zweigen versehen (Fig. 27, IV). Der ganze Sceletapparat hat demnach eine frappante Aehnichkeit mit dem Holz- oder Blechscelet einer prismatischen Laterne (Fig. 19, I). Der ganze Fruchtcomplex sitzt gewöhnlich einem wohl entwickelten Hypothallus auf (Fig. 27, I h). Die Sporen er-

---

[1]) Literatur: WALLROTH, Flora Germanica No. 2107 (sub Licea rugulosa). — FRIES, Systema mycologicum III, pag. 88 (sub Reticularia plumbea). — BERKELEY, Licea applanata in Hooker, Lond. Journal, Bd. VII, pag. 67. — COOKE, Handbook, Bd. I, pag. 408. — FUCKEL, Symb. myc. Nachtr. 2, pag. 69 (unter *Dictyaethalium applanatum* ROST.). — ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 225. — COOKE, Myxomycetes of Gr. Brit., pag. 55.

scheinen in Menge ochergelb oder gelbbraun bis umbrabraun, kugelig, mit feinwarziger Skulptur und messen 9—12 mikr.

Gattung 2. *Enteridium* EHRENBERG.

Während *Clathroptychium* nackte Aethalien erzeugt, sind bei vorliegender Gattung die Fruchtcomplexe von einer gemeinsamen Membran umhüllt, da die an der Oberfläche liegenden Hauttheile der Sporocysten mit einander verwachsen. Letztere finden sich überdies im Gegensatz zu *Clathroptychium* in mehrere Schichten gelagert. Der eigenthümlichste Charakter liegt aber jedenfalls in dem Umstande, dass die Sporen zu mehreren in geschlossenen Gruppen vereinigt auftreten, eine Eigenschaft, die kein anderer Myxomycet aufzuweisen hat, *Reticularia Lycoperdon* und *Eneythenema Berkelyana* ausgenommen.

1. *Enteridium olivaceum* EHRBG.[1])

Sein Plasmodium lebt in faulenden Baumstämmen und zeigt schön hochrothes Colorit. Die Aethalien ähneln im Habitus *Clathroptychium*, indem sie niedrige plane oder hemisphärische im Umriss gerundete Polster von etwa 0,2—2 Centim. Breite und etwa $1\frac{1}{2}$ Millim. Höhe darstellen, deren Färbung als ein glänzendes Olivenbraun erscheint. Die Haut, welche das ganze Aethalium überzieht, ist papierdünn, zart und pellucid und springt unregelmässig auf. Auch die Wandungen der Einzelfrüchtchen erscheinen dünn, glasartig und sind gelbbräunlich tingirt. Nach ROSTAFINSKI bilden sie (nach der Entleerung) ein netzartiges, dreiflügliges Scelett. Die maulbeerartigen, aus der engen Vereinigung von 5 bis 20 Sporen entstandenen Gruppen erinnern an Sorosporium. An den Berührungsstellen abgeflacht, zeigen sich die Sporen an der Aussenfläche mit feinen Wärzchen besetzt. In Menge sind die Sporen schön olivengrün gefärbt.

Familie 2. Cribrariaceen.[2])

Die diese Familie constituirenden Genera kommen sämmtlich in folgenden Punkten überein: Zunächst mangelt ihnen die Fähigkeit zur Aethalienbildung sowohl, als zur Formation von Plasmodiocarpien. Die Sporocysten treten darum stets als isolirte Früchte auf (die wegen ihrer Kleinheit leicht zu übersehen sind). Sodann gilt als Regel, dass jedes zur Fruchtbildung bestimmte Plasmahäufchen zunächst ein Säulchen bildet, an dem es hinaufkriecht, um auf der äussersten Spitze sich zur Sporocyste zu formen. Die Sporocyste ist also im Gegensatz zu den Clathroptychiaceen gestielt. (Auf dem Umstande, dass die Sporocyste ganz am Ende des Stieles entsteht, beruht der Mangel der Columellabildung.) Ihrer Gestalt nach erscheinen die Früchtchen kugelig, eiförmig oder birnförmig (Fig. 20), gestreckte Formen fehlen in der Familie ganz.

Eine weitere, besonders charakteristische Eigenthümlichkeit bietet die Fruchthaut und zwar insofern, als sie im unteren, allmählich in den Stiel übergehenden, etwa $\frac{1}{3}$ oder $\frac{1}{2}$ der ganzen Oberfläche betragenden Theile relativ dick und derb

[1]) Literatur: EHRENBERG in LINK, Jahrbücher der Gewächskunde II, pag. 55. — FRIES, Syst. myc. III, pag. 89 (unter Reticularia olivacea). — COOKE, Handbook I, pag. 379 (unter Reticularia applanata B. u. Br.), — FUCKEL, Symb. myc., pag. 338 u. Nachtrag II, pag. 68. — ROSTAFINSKI, Monogr., pag. 227. — COOKE, Myxomycetes of Gr. Brit., pag. 56. — ROSTAF., Versuch eines Systems der Mycetozoen, pag. 4 unter Licaethalium olivaceum.

[2]) Literatur: FRIES, Systema mycol. III, pag. 164. — CORDA, Icones fungorum IV, Taf. 7 u. V, Taf. 3. — DE BARY, Mycetozoen, pag. 20. — ROSTAFINSKI, Monographie der Mycetozoen, pag. 229. — COOKE, Myxomycetes of Gr. Brit., pag. 56.

erscheint (Fig. 20), oft auch noch durch Verdickungsstränge ausgesteift wird, während die oberen Parthien sehr zart und dünn bleiben und nur lokalisirte Verdickungen zeigen, in Form von Strängen resp. Platten, die zu einem einzigen System verbunden sind, das die zarte Fruchthaut genügend verstärkt und nach unten mit dem eben erwähnten kelchartigen Basaltheil der Fruchthaut, der nur bei einem Repräsentanten *(Dictydium)* schwach oder gar nicht entwickelt wird, verbunden ist. Nach Form und Lagerung sind jene Verdickungen so charakteristisch, dass man hierauf drei Gattungen gegründet hat.

Das mechanische System zeigt fast stets lebhafte Farben, die mit dem Colorit des Stieles und der Sporen im Wesentlichen Uebereinstimmung zeigen, und gewöhnlich einen Ton heller gehalten sind.

Als eine weitere Eigenthümlichkeit ist zu erwähnen, dass die Plasmodien, die nur erst wenigen Beobachtern zu Gesicht kamen, gelappte oder aderförmige, aber nicht typisch mesenteriiforme Körper darstellen. Ihr eigenthümliches, schwarzblaues, schwarzgraues oder violettbraunes Colorit beruht vielleicht auf der Gegenwart der bereits früher (pag. 74) erwähnten, glänzend braunen oder purpurnen, rundlichen Körner, die bisweilen auch der Haut und dem Capillitium der fertigen Frucht eingelagert sind.

Gattung 1. *Dictydium* SCHRADER.

In diesem Genus bildet das mechanische System ein über die ganze Fruchtwand ausgedehntes höchst zierliches Netz (Fig. 19, II, III). Es fehlt also hier die bei der Gattung *Cribraria* so ausgesprochene Differenzirung der Wandung in einen basalen, persistenten und in einen terminalen, zartbleibenden, nur durch lokale Verdickungen ausgesteiften Theil (oder der erstere ist, wie ich in einzelnen Fällen sah, nur schwach entwickelt). Was die Gestaltung der Verdickungen betrifft, so erscheint dieselbe im Gegensatz zu *Cribraria* von einheitlichem Charakter, insofern nur die Leistenform zur Verwendung kommt. Doch machen sich bezüglich der Dicke und der Lagerung der Leisten Unterschiede bemerkbar; die einen sind relativ dick und laufen von der Basis der Sporocyste, resp. vom Ende des Stieles aus nach deren Scheitel, die anderen sind ziemlich fein und stellen transversal gerichtete einander parallele Querverspannungen nach Art von Leitersprossen dar (Fig. 19, III). Während die Längsleisten sich ab und zu verzweigen, und anastomosiren, scheinen die Querleisten stets einfach zu bleiben. Wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, bilden sie mit den Hauptleisten regelmässige und zwar rechteckige, in den Winkeln der Zweige dreieckige, ziemlich kleine Maschen.[1]). Die Früchte sind stets mit Stiel versehen.

Dictydium cernuum PERS.[2])

Die einzige, durch ganz Europa verbreitete, besonders an mürbem Holze der Coniferen häufige Art erzeugt heerdenweis winzige (etwa $\frac{1}{2}$ Millim. im Durchmesser haltende) auf langem (2 Millim.) feinem Stiel stehende kuglige oder birnförmige, im Alter am Scheitel eingedrückte (genabelte) nickende Früchtchen, die wie der Stiel rothbraun bis purpurbraun gefärbt erscheinen. Ihre winzigen

---

[1]) Man vergleiche auch die Abbildungen in CORDA, Icones V, fig. 36 u. von ROSTAFINSKI, Monogr., fig. 17—19, 22.

[2]) Literatur: BATSCH, Elenchus fungorum, pag. 236, Fig. 232 (unter Mucor cancellatus). — FRIES, Syst. myc. III, pag. 165 (unter D. umbilicatum). — ROSTAFINSKI, Monogr., pag. 229, — COOKE, Handbook, pag. 399.

(5—7 μ dicken) kugeligen und glatten Sporen sind in Menge purpurbraun, einzeln fast farblos. Im jugendlichsten Zustande stellen die Sporocysten winzige, dem Substrat aufsitzende kuglige glänzend schwarzblaue Tröpfchen dar, dann wird ein Stiel angelegt, an ihm kriecht die Plasmamasse hinauf und formt sich zur Cyste, Haut und Stiel sammt Capillitium sind anfangs wundervoll veilchenblau (unter dem Mikroskop), bei der Reife rothbraun.

Gattung 2. *Cribraria* PERS.

Die sehr kleinen stets kugligen oder birnförmigen Sporocysten treten mit wohlentwickeltem Stiel auf, wovon eine Ausnahme nur die kurzstielige *C. argillacea* macht. Als Hauptunterschied von *Dictydium* ist hervorzuheben, dass die Fruchthaut in der unteren Hälfte persistent und nur in der oberen Parthie zart und vergänglich ist. Zur Bildung des auch hier höchst zierlichen Netzgerüstes pflegen zwei Verdickungsformen combinirt zu werden: nämlich flächenförmige Verdickungen, die gewöhnlich in ziemlich regelmässigen Abständen gelagert erscheinen, meistens unregelmässige eckige Formen zeigend, und feine, einfache, selten verzweigte Stränge, welche im Ganzen in Radienstellung die Verbindung jener Platten zu besorgen haben und theilweis nach unten zu mit den Randzähnen des persistenten Bechers in Connex stehen (Fig. 20, I B). So entsteht ein Netz, dessen Maschen im Vergleich zu *Dictydium* im Ganzen nicht besonders regelmässige, sondern meist irregulär-polygonale Gestalt darbieten (Fig. 20, I, Fig. 50). Eine Abweichung von der eben charakterisirten Netzbildung findet sich bei *Cr. rufa* ROTH, wo die Verdickungen nur in der Form von anastomosirenden Leisten vorkommen (Fig. 20, II).

Bezüglich der Configuration, Grösse und Anordnung der Platten sowohl, als in Bezug auf Insertion und Richtung der feinen Stränge herrschen bei den verschiedenen Cribrarien so weit gehende, aber doch im Ganzen constante Verschiedenheiten, dass ROSTAFINSKI[1]), und mit Recht, 10 verschiedene, meist mit den von SCHRADER aufgestellten Arten zusammenfallende Species darauf begründet hat.

1. *Cribraria rufa* ROTH.[1])

Ueber die Plasmodien dieser an faulendem Holze nicht gerade häufigen Art liegen noch keine Beobachtungen vor. Die kleinen (etwa $\frac{3}{4}$—1 Millim. im Durchmesser haltenden) Sporocysten besitzen Kugel- oder Birngestalt und werden von einem dünnen ($1\frac{1}{2}$—2 Millim.) langen, dunkelbraunen Stielchen getragen (Fig. 20, II). Ihre Wandung erhält in dem unteren Drittel oder höchstens in der ganzen unteren Hälfte durch schwache, gleichmässige Verdickung den Charakter einer derben, halbkugelschaligen Basalkappe. Nach oben schliesst sie mit ausgefressen-gezähneltem Rande ab. Im Gegensatz zur unteren ist die obere Hälfte der Sporocystenhaut sehr zart und durch Capillitiumelemente verdickt, welche im Gegensatz zu allen andern Cribrarien stets nur in Form sehr schmaler Leisten und niemals in Plattengestalt auftreten. Ihre gegenseitige Verbindung erfolgt in der Weise, dass sie ein Netz bilden, dessen Maschen in der Regel von ungleicher Grösse und Form erscheinen. Diese Leisten setzen sich auch auf der Innenseite der Basalkappe etwa bis in die Gegend des Stieles hin fort und zwar meist nur in Rippenform.

---

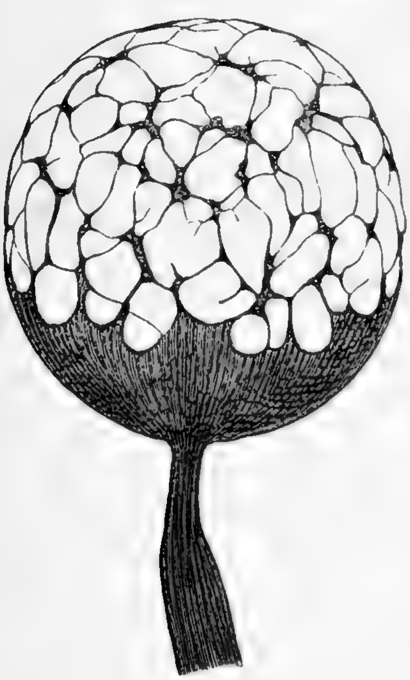
[1]) ROTH, Flora germanica, pag. 548. ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 232, Fig. 15. — COOKE, The Myxom. of Great Britain, pag. 58.

2. *Cribraria pyriformis* Schrad.[1])

Die Früchtchen (Fig. 20, I) zeigen Birngestalt, sind etwas kleiner, als bei der vorigen Art ($\frac{1}{3}$—$\frac{3}{4}$ Millim. im Durchmesser) und stehen auf einem kurzen, der Sporocyste an Länge etwa gleichkommenden Stiele. Die Basalkappe nimmt ungefähr das untere Drittel der Frucht ein. Das Capillitium im oberen Theile zeigt abweichend von *C. rufa* eine grosse Anzahl plattenartiger Centren, welche durch etwa radiale Leistchen in Verbindung stehen (Fig. 20, I). In Form und Grösse tritt bei jenen Platten eine gewisse Variabilität auf, die bei verschiedenen Früchten verschieden ausfallen kann; doch herrscht im Ganzen die isodiametrische Gestalt vor (Fig. 20, I). In der kappenartige Basalhaut der Sporocyste sowohl als in den Capillitiumplatten habe ich eigenthümliche rundliche, glänzend braune Körner beobachtet, welche in Menge zusammengehäuft und die Haupttträger des braunen Farbstoftes jener Theile sind. Sie messen etwa 2—3 mikr. und finden sich namentlich an dunkleren Fruchtvarietäten schön ausgebildet. Die kugeligen hellbräunlichen skulpturlosen Sporen messen 6,5—7,3 mikr.

3. *Cribraria vulgaris* Schrad.[2])

Die Früchtchen dieser gemeinsten, an faulenden Tannenbrettern und Baumstümpfen vorkommenden Art stellen gestielte Kugeln dar. Dieselben sind kleiner, als bei den vorausgehenden Species und messen etwa $\frac{1}{5}$—$\frac{1}{2}$ Millim., während die Stiellänge etwa das $1\frac{1}{2}$—2fache dieses Durchmessers erreicht. Letzterer weist dunkelbraune Färbung auf, die Cyste dagegen ist durch ein schmutziges Hellbraun, das bisweilen einen Stich ins Rostrothe zeigt, ausgezeichnet. Die derbere Basalhaut nimmt nur ein Drittel, höchstens bis die Hälfte der Wandung ein, und erscheint unregelmässig tief gezähnt. In Form und Anordnung der Capillitiumelemente der oberen Region kommt derselbe Typus zum Ausdruck, den wir bei *Cr. pyriformis* kennen lernten, doch macht sich in der Form der Platten vielfach eine ausgesprochenere Tendenz zur Bildung unregelmässiger Leisten bemerkbar. Durch Einlagerung der bekannten braunen runden Körner, nehmen die Platten dunkelbraune bis tiefschwarze Färbung an (bei stärkeren Vergrösserungen erscheinen sie gelbbraun). Auch in der Basalkappe und im Stiel sind solche Körper eingelagert. Sie haben etwas geringere Grösse, als bei der vorigen Art. In Menge erscheinen die Sporen lehmfarbig. Sie sind kugelig, glatt und messen 6,5—8 mikr.



(B. 496.) Fig. 50.
Früchtchen von *Cribraria vulgaris* Schrader, schwach vergr. (vom Stiel nur der obere Theil gezeichnet) Capillitium aus Platten und Leistchen gebildet, Basalhaut mit unregelmässig gezähntem Rande.

4. *Cribraria purpurea* Schrad.[3])

Vor allen übrigen Arten durch die purpurrothe Färbung der kugeligen Sporocyste ausgezeichnet. Letztere misst etwa 1 Millim. und steht auf einem braun-

[1]) Rostafinski, Monogr., pag. 237, Fig. 14. Obige Beschreibung habe ich nach von Rostafinski als *Cr. pyriformis* bestimmten Exemplaren gemacht, die mir Herr Prof. de Bary zu senden die Güte hatte.

[2]) Nova plantarum genera, pag. 6.

[3]) Daselbst, pag. 8. — Rost., Monogr., pag. 233.

schwarzen $1\frac{1}{2}$—2 Millim. langen Stielchen. Die Basalkappe nimmt etwa die Hälfte der Wandfläche ein und erscheint am Rande mit Zähnen versehen, die sich in die Leistchen des Capillitiums fortsetzen. Von gleichfalls purpurner bis violetter Färbung bildet dieses letztere ein Netzwerk, das den Charakter von *Cr. vulgaris* hat, nur dass die Knoten des Maschenwerks womöglich noch häufiger das Streben nach Bildung unregelmässiger schmaler Platten bekunden, als es bei *Cr. vulgaris* der Fall. Die dunkle Färbung der Platten und die dunkle Streifung der Kappe beruht auch hier wieder, wie bei anderen Arten, auf Einlagerung der Farbkörner, sie sind hier ziemlich gross, stark lichtbrechend und dunkel purpurn gefärbt. In den übrigen Theilen des Capillitiums (in den dünnen Leisten) und der Basalkappe bemerkt man nur diluirt rothe oder violette Tinction.

5. *Cribraria argillacea* PERS.[1])

Von den übrigen Arten ist diese Species leicht zu unterscheiden durch die geringe Entwicklung des Stieles, dessen Länge kaum den Durchmesser der Frucht erreicht, meistens aber noch geringer erscheint, zweitens durch den Umstand, dass die Sporocysten dicht rasenartig zusammengelagert erscheinen, und drittens durch die lehmartige Farbe der Früchte (der Stiel ist dagegen dunkelbraun). Die Capillitiumelemente sind nur in Leistenform vorhanden und nach dem Typus von *Cr. fulva* angeordnet. Sie setzen sich übrigens als stark ausgeprägte Adern auch auf der Basalkappe fort. Letztere ist augenscheinlich weniger derb, als bei anderen Arten, schön durchscheinend und irisirend. Gewöhnlich nimmt sie mehr als die Hälfte der Oberfläche ein. Die kugeligen, kaum hellbräunlichen in Masse lehmfarbigen Sporen messen 6—6,6 mikr. im Durchmesser. Gemein an faulenden Stümpfen von Pappeln, Weiden, aber infolge der dem Holze ähnlichen Färbung leicht zu übersehen.

Ordnung 2. Endotricheen ZOPF.

Das gemeinsame Merkmal aller Endotricheen liegt darin, dass das mechanische System, im Gegensatz zu den Peritricheen endocarp auftritt, d. h. das Fruchtinnere, in der Regel seiner ganzen Ausdehnung nach, durchsetzt. Wo es in Form von soliden Strängen und Platten *(Stereonemata)* auftritt (Gruppe der Stereonemeen), ist es mit seinen Enden überall der Wandung angeheftet, wo es in Hohlröhren-Form *(Coelonemata)* erscheint (Gruppe der Coelonemeen), sind diese ganz frei, höchstens im unteren Theile der Wandung oder dem Stiel befestigt, nur selten auch an der oberen Wandung.

Unterordnung 1. Stereonemeen ZOPF.

I. Calcariaceen ROST.

Das hervorstechendste Merkmal der Calcariaceen ist eigentlich ein rein physiologisches: die reichliche Kalkaufnahme seitens des plasmodialen Zustandes und die Abscheidung der Kalkmassen zur Zeit der Fructification. Als Ablagerungsorte dienen vor allen Dingen die Sporocystenhaut, sodann Columella, Stiel und Hypothallus. Aber auch die Capillitiumstränge schliessen bei ihrer Entstehung häufig Kalktheile ein. Das Capillitiumsystem entspricht in der Anordnung und Beschaffenheit seiner Elemente entweder dem Radientypus oder dem Netztypus

---

[1]) ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 238. — COOKE, Fungi Britt. II, No. 526. — Derselbe, The Myxom. of Great Britain, pag. 59.

(Vergleiche pag. 43 ff.). Die Sporen sind stets von violettbrauner Farbe, welche der Membran angehört.

Fam. 1. Physareen Rost.[1])

Sie repräsentiren die grösste Gruppe der Calcariaceen. Von den beiden anderen Gruppen, den Didymiaceen und Spumariaceen, weichen sie sehr wesentlich ab durch den eigenthümlichen Capillitien-Typus, der auch den Cienkowskiaceen zukommt: Die Capillitiumstränge bilden nämlich infolge unregelmässiger Verzweigung und Anastomosenbildung ein das Fruchtinnere nach allen Richtungen durchsetzendes Netzwerk. Seine Maschen sind unregelmässig und mit relativ grossen Maschenknoten versehen, welche meist Kalkhäufchen umschliessende Auftreibungen darstellen. An welchen Lokalitäten auch sonst noch Kalkablagerungen stattfinden, immer repräsentiren sich die Kalktheile in Körnerform. Im Gegensatz zu den Spumariaceen fehlt die Columella entweder gänzlich oder sie ist nur in schwacher Entwicklung vorhanden. Von Fructificationsformen sind die Sporocyste, das Plasmodiocarp und das Aethalium vertreten.

Gattung 1. *Physarum* Pers.

Die Früchte sind theils in Form von Sporocysten, theils in Form von Plasmodiocarpien vorhanden. Bei den wenigen Arten, welche die letztere Fructification besitzen, kommt auch die Sporocystenform vor. Bezüglich der Gestalt der Cysten tritt nur geringe Abwechselung zu Tage; bald treten sie in Kugel- bald in Nieren- bald in Lirellenform auf, bei dieser Art ungestielt, bei jener gestielt u. s. w. Nur selten kommt es zur Bildung einer Columella, die dann kugelförmig erscheint. Eine Central-Columella, wie sie die Craterien zeigen, vermisst man. Die Wandung ist bald in der Einzahl, bald als Doppelhaut anzutreffen. Sie springt bei der Reife in der Regel unregelmässig, bei den Lirellenfrüchten aber in einer der Rückenlinie entsprechenden Fissur auf.

1. *Physarum leucophaeum* Fr.[2])

Es fructificirt sowohl in der gewöhnlichen Sporocystenform, als auch, indessen minder häufig, in Plasmodiocarpien. Erstere, etwa von Mohnsamengrösse, sind entweder kugelig oder der Regel nach niedergedrückt kugelig, im Uebrigen der Form nach inkonstant, stets mit einem Stiel versehen, der bald an Länge der Höhe der Sporocyste gleichkommt, bald ziemlich auffällig reducirt erscheint, sodass die Sporocyste scheinbar dem Substrat direct aufsitzt.[3]) Bei dicht gedrängter Entstehung der Früchtchen kommen durch Verschmelzung der Stiele botryocephale Formen zu Stande, die zwei- bis mehrzählig erscheinen können.[4]) Genauer betrachtet wird die Wandung der Frucht von einer dünnen hyalinen Membran gebildet, welcher kohlensaurer Kalk in Form von kleinen Körnchen ein- resp. von innen angelagert ist, theils in gleichmässiger Vertheilung, theils in breiten Häufchen, und aus dieser Gruppenbildung erklärt sich das weissfleckige Ansehen der Sporocystenwand. An der Basis geht letztere allmählich in die mit zahlreichen Längsfalten und Runzeln versehene, eine Röhre darstellende Stielhaut über. Ihre

---

[1]) Monographie, pag. 92. — Cooke, Myxomyc., pag. 11.

[2]) Fries, Syst. Mycol. III, pag. 132. — de Bary, Mycetozoen, pag. 3, (hier eingehend charakterisirt).

[3]) Solche Formen können leicht zu Verwechselungen Veranlassung geben.

[4]) Sie wurde von Ditmar als besondere Art *(Phys. connatum)* bezeichnet.

weissliche Färbung verdankt letztere der Einlagerung von zahlreichen Kalkkörnchen. Im Lumen der Röhre ist eine hellbraune Masse in Form von Körnchen oder Klümpchen abgelagert, welche wohl von ausgeschiedenen Nahrungsrückständen herrührt. Während nach unten hin der Stiel sich hautartig ausbreitet, ist nach oben sein Abschluss in der Bildung einer Columella gegeben, welche als unscheinbarer Hügel in das Lumen der Sporocyste hineinragt. Sie stellt im Wesentlichen einen grossen Kalkknoten dar, in dessen Innerem man dieselbe organische Substanz abgelagert findet, wie im Stiel. Von der Columella nehmen natürlich die Capillitiumstränge ihren Ausgangspunkt, die zu unregelmässig vielarmigen, an Grösse sehr wechselnden Knoten erweitert sind, und hier Kalk in unregelmässigen Körnchen enthalten. Die Sporen sind hell-violettbräunlich, kugelig, glatt, 8 bis 10 mikr. messend. Ihre Entleerung erfolgt, nachdem vom Scheitel her die Fruchtwand in mehrere ungleiche Lappen aufgeborsten ist.

Die von ROSTAFINSKI gesehenen Plasmodiocarpien haben Aderform und treten bisweilen mit netzartigen Verbindungen versehen auf. Da nach FRIES die jungen Früchte gelb erscheinen (und erst später grauweiss oder violett werden), so dürften auch die bisher, wie es scheint, nicht bekannten Plasmodien ein gelbes Pigment besitzen.

2. *Physarum sinuosum* BULL.[1])

Die Fructification tritt entweder in Form von Einzelfrüchten oder in Gestalt von Plasmodiocarpien auf. Letztere ahmen die Form schmaler, erhabener, meist schlangenartig hin- und hergebogener Adern nach. Bald sind sie einfach, bald verzweigt, und mitunter selbst netzaderig. Ihre Ausdehnung wechselt je nach der Grösse des ursprünglichen Plasmodiums und hängt auch noch von dem Umstande ab, ob das Plasmod sich vor der Fructification fragmentirte oder nicht. Auf grösseren Blättern habe ich sie bis Decimeterlänge und darüber erreichen sehen; in andern Fällen erreichte das Maass kaum einen Centimeter.

Die einfache Sporocystenform nimmt die Gestalt von sitzenden, seitlich zusammengedrückten und daher kammartig erhabenen, in der Regel mit ein oder mehreren Biegungen oder Buchten (daher *sinuosum*) versehenen Lirellen an, die in einer der Rückenmittellinie entsprechenden Fissur aufspringen. Durch diese Momente erinnern die Früchtchen lebhaft an die Ascusfrüchte von *Hysterium* unter den Pilzen, sowie an die *Graphis*-Arten unter den Flechten. Uebrigens gehen einfache Früchtchen und Plasmodiocarpien so unmerklich in einander über, dass man oft nicht entscheiden kann, ob ein verlängertes Früchtchen oder ein Plasmodiocarp vorliegt. An schmalen Substratstheilen wie z. B. feinen Grashälmchen herrscht gewöhnlich die Einzelfrucht, an dickeren Zweigen und breiteren Blättern die Plasmodiocarpienform oder beide sind hier zugleich vorhanden. Umhüllt wird die weissgraue bis schwarzgraugelbliche Cyste von einer Doppelmembran, deren äussere, zerbrechliche reichlich Auflagerungen von Kalk enthält, die in Häufchen auftreten und mit der Lupe betrachtet als feine weisse Flecken sichtbar sind, deren innere dagegen zart und wenig kalkreich ist. Eine Columella fehlt durchaus. An dem reichmaschigen Capillitium bemerkt man sehr zahlreiche grosse kalkführende Knoten von unregelmässig-eckiger Gestalt und kreide weisser Farbe. Die Sporen zeigen dunkel-braunviolette Färbung, eine fein

[1]) BULLIARD, Champignons de la France, tab. 446. Fig. 3. FRIES, Syst. myc. III, pag. 145. — ROSTAFINSKI, Monogr. pag. 112. — COOKE, Myxomyc. pag. 14.

punktirte derbe Membran und einen Durchmesser von 9—12 mikr. — Auf todten Blättern und Aesten im Sommer eine der gemeinsten Arten. Einzelfrüchtchen gewöhnlich nur 1—2 Millim. hoch und mehrere Millim. lang.[1])

3. *Physarum virescens* DITTM.[2])

In Färbung und Configuration erinnern die von mir beobachteten Plasmodien an diejenigen von *Leocarpus*. Sie sind nämlich leuchtend gummiguttgelb und baum-netzartig verzweigt. Sie überziehen Kiefernnadeln, Moose u. dergl. Zum Zweck der Fructification sammelt sich das Plasma zu 1 bis mehrere Millimeter im Durchmesser haltenden Häufchen an, deren jedes sich in sehr zahlreiche (oft Hunderte) mit blossem Auge einzeln kaum unterscheidbare, dicht gedrängte stiellose Früchtchen umbildet. Ihre Kugelform wird durch die dichte Lagerung häufig etwas modificirt. Die Färbung dieser Sporocysten geht aus dem Gelben ins leuchtend- oder schmutzig gelbgrüne bis grünbläuliche oder moosgrüne über und wenn die Fruchtcolonien auf Moosen sich entwickeln, sind sie von letzteren in der Färbung fast kaum zu unterscheiden und werden leicht übersehen. Der sehr zarten, unregelmässig aufspringenden Membran ist Kalk in Form von Gruppen bildenden Körnern eingelagert. Diese Gruppen, von dem gelben Farbstoff tingirt, erscheinen, mit der Lupe betrachtet, als winzige gelbe Flecken oder Wärzchen. Wie es scheint kommt das Capillitium mit den Kalkknoten meistens nur spärlich zur Entwicklung. Die diluirt-violettbraunen, kugeligen, glatten Sporen messen 8—10 Mikr.

Gattung 2. *Craterium* TRENTEPOL.

Eine Kenntnis der vegetativen Zustände, namentlich des Plasmodiums fehlt noch. Die Früchte zeigen charakteristische Gestalt und Struktur. Sie sind stets gestielt, zierlich kelchförmig, oder kreiselförmig. Bei jenen erscheint der scheitelständige Theil flachgedrückt, einen trommelfellartigen Deckel bildend, der sich bei der Reife in einem Stück ablöst; bei diesen wird er als eine schwach gewölbte Kappe durch einen Querriss abgesprengt. Die Fruchtwand zeigt derbe, pergamentartige Beschaffenheit, mamentlich bei den Arten mit Becherfrucht. Man kann zwei Schichten derselben unterscheiden, eine innere mit Kalkkörnchen durchsetzte und eine äussere körnchenlose. Bisweilen finden sich wenigstens in der grösseren oberen Hälfte, besonders am Deckel Kalkauflagerungen aus Körnchen bestehend, die eine förmliche weisse Kruste bilden können. Das sehr unregelmässige Maschensystem des Capillitiums besitzt einen riesigen centralen Capillitiumknoten (von ROSTAFINSKI als Columella bezeichnet) von unregelmässiger Gestalt, der gleichfalls reichlich Kalkkörnchen enthält. Die hierher gehörigen, wegen ihrer geringen Grösse leicht zu übersehenden Formen bewohnen vorzugsweise todte Blätter und Stengel und kriechen von hier aus zufällig auch auf andere todte und lebende Körper.

Der gemeinste Repräsentant dieser Gattung ist:

1. *Cr. leucocephalum* PERS.[3])

Die zierlich kreisel- oder birnförmigen Früchtchen (Fig. 15, I) sind mit kurzem rothraunen stark gefalteten Stiel versehen, an der Basis derb, gleichfalls Faltung

---

[1]) Die Art geht auch unter dem Namen *Angioridium sinuosum* GREV.

[2]) FRIES, Systema myc. III, pag. 142. — ROSTAEINSKI, Monogr. pag. 103. — COOKE, Myxomycetes. pag. 13.

[3]) FRIES, Syst. mycol. III, pag. 153. — CORDA, Icones, VI. tab II, Fig. 33 unter *Cr. pruinosum*. — ROSTAF., Monographie, pag. 123. Taf. VI. Fig. 98 und 100. — COOKE, Myxom.

aufweisend und rothbraun gefärbt, nach oben hin durch Incrustation mit Kalkkörnchen weiss oder grauweiss, zerbrechlich. Durch einen Querriss wird eine niedrige Kappe abgesprengt (Fig. 15. Ia) und dadurch das Capillitium mit seinen leuchtendweissen Kalkblasen frei gelegt. Bisweilen sind die Blasen sammt ihren Kalkkörnchen und ebenso auch die Capillitiumstränge intensiv schwefelgelb gegefärbt. An den kugeligen, braun-violetten Sporen, deren Grösse etwa zwischen 6 und 14,5 mikr. schwankt, gewahrt man eine bisher übersehene feine Wärzchenskulptur, die durch Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure noch deutlicher wird.

2. *Cr. vulgare* DITM.[1])

Die im Gegensatz zu voriger Art zierlich kelchförmige Früchten (Fig. 13, II III) besitzen eine derbere, resistentere, kastanien-,nuss-,gelbbraune oder schmutzig-gelbe Färbung und sind mit Ausnahme eines schwachen Anfluges des flachen Deckels frei von Kalkauflagerungen. Der Stiel ist heller oder dunkler gelbbraun gefärbt, kaum gefaltet, das Capillitium farblos, die Sporenhaut mit feinen Wärzchen bedeckt.

Gattung 3. *Badhamia* BERKELEY.

Ueber die vegetative Entwicklung der hierhergehörigen Formen fehlen noch Beobachtungen. Die Sporocysten stellen kugelige oder birnförmige, mit oder ohne Stiel versehene Behälter dar. Im Gegensatz zu *Leocarpus* ist ihre Membran einfach, dünn, auch mit Kalkeinlagerungen in Form von Körnchen ausgestattet. Sie springt bei der Reife unregelmässig auf. Das Capillitium besitzt wohl entwickelte, kalkführende Knoten und Platten von sehr unregelmässiger Form. Ein centraler Knoten erlangt bei gewissen Arten besonders grosse Dimensionen (Columella). Die Sporen besitzen relativ beträchtlichen Durchmesser (9—18 mikr.) und besitzen höchstens Wärzchenskulptur. Alle Badhamien leben in und auf todtem Holz, Zweigen, Lohe etc.

B. panicea ROST.[2])

Ihre Sporocysten sind kugelig, stets ungestielt und gewöhnlich in zierliche, niedergedrückt-maulbeerförmige, etwa 2—5 Mm. und mehr im Durchmesser haltende Gruppen zusammengestellt (Fig. 51, A), selten vereinzelt. Durch gegenseitigen Druck werden die kleinen etwa $\frac{1}{2}$—1 Mm. messenden Früchtchen oft etwas abgeflacht. Ihre Membran erscheint sehr dünn, durch Gruppen von Kalkkörnchen nimmt sie ein geschecktes Aussehen an (Fig. 51, B). Die Capillitiumstränge bilden ein unregelmässiges Netz mit bald weiteren, bald engeren Maschen. Die Knoten (Fig. 51, C) sind flächenartig oder von der Form seitlich etwas zusammengedrückter Blasen (wovon man sich bei Rollung überzeugen kann). Ihre Form ist sehr unregelmässig, meistens ausgesprochen gezähnt, gezackt oder selbst schmal-gelappt. Da sie Kalkkörnchen eingelagert enthalten, so stechen sie bei schwacher Vergrösserung als kreideweisse Körper scharf gegen die schwarze Sporenmasse ab. Die braunvioletten, kugeligen oder kurz-ellipsoidischen Sporen sind glatthäutig und messen 9—13 mikr. im Durchmesser. Wurde auf Lohe beobachtet.

---

of Gr. Brit. pag. 19. Die obige Beschreibung ist nach schönen Exemplaren entworfen, die aus RABENH.-WINTER, Fungi europ. No. 674 stammen (dort unter *Cr. turbinatum* etc).

[1]) ROSTAFINSKI, Monog., pag. 118, Fig. 94 und 96. — COOKE, Myxomycetes, pag. 18.

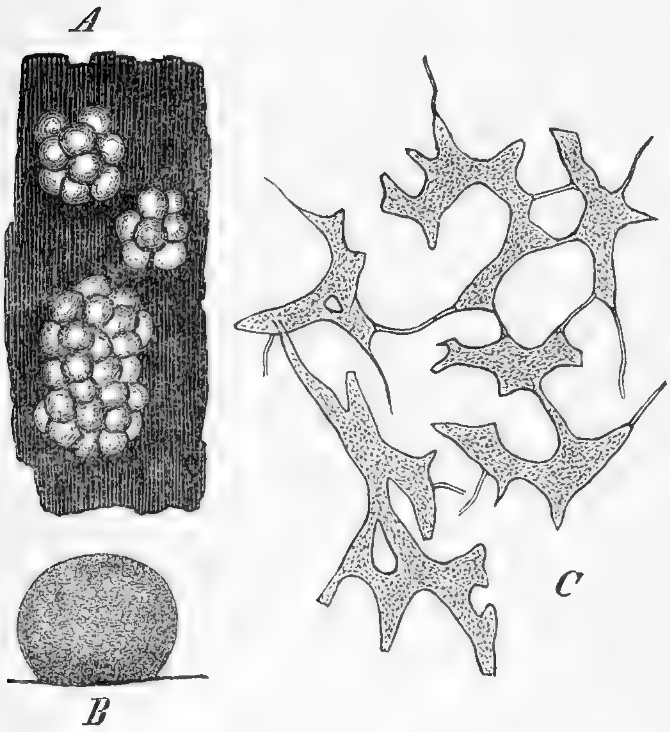
[2]) Die vorliegende Art, die ich der Güte des Herrn Prof. DIDRICHSEN in Kopenhagen verdanke, dürfte wohl mit *B. panicea* ROSTAFINSKI, Monogr. Fig. 116 und COOKE, Myxom. of Gr. Brit. pag. 28 identisch sein.

Gattung 4. *Leocarpus* LINK.

Die Früchte sind mit doppelter Membran versehen, einer inneren allseitig geschlossenen und einer äusseren, dickeren, die sich in den Stiel, oder beim Fehlen desselben, in den Hypothallus fortsetzt. Das Capillitium ist reich netzartig verzweigt und mit unregelmässigen, kalkführenden Knoten versehen. Columella-Bildung wird stets vermisst.

1. *Leocarpus fragilis* DICK.[1])

Er repräsentirt einen der gemeinsten Myxomyceten, der namentlich in Kieferwäldern auf Nadeln, Zweigen, Moosen, Blättern etc. ausserordentlich häufig auftritt[2]) Seine Plasmodien, mit leuchtend gelbem Farbstoff tingirt, zeigen reiche netzartige Auszweigung und erreichen oft über einen Decim. im Durchmesser, auf ihm entstehen dadurch, dass das Plasma sich an zahlreichen Punkten zusammenzieht, die meist dichte Gruppen bildenden Sporocysten, welche verkehrteiförmige, glänzend-gelbbraune, bald länger bald kürzer gestielte, bisweilen sitzende Körper darstellen, im Habitus an manche Trichien *(Tr. Fallax)* erinnernd. Vollkommen reife Früchtchen springen stets ziemlich regelmässig sternförmig auf, und die Lappen krümmen sich dergestalt zurück, dass das Ganze, ähnlich wie bei *Didymium Trevelyani* GREV. einer Blumenkrone gleicht, aus deren Mitte nun die bräunlichgraue Sporen- und Capillitienmasse hervorragt.



(B. 497.) Fig. 51.

Badhamia panicea. A 10fach. Rindenstückchen mit 3 maulbeerförmigen Gruppen von Sporocysten. B 30-fach. Eine Sporocyste, durch Gruppen von Kalkkörnern gescheckt aussehend. C Stückchen des Capillitiumsystems (ca. 100fach).

In der Wandung ist der Kalk in Form von Körnern enthalten, die violettbraun gefärbten Sporen zeigen Wärzchenskulptur und messen 12—15 mikr.

Gattung 5. *Tilmadoche* FR.

Seine Repräsentanten fructificiren nur in stets gestielten, mit einfacher unregelmässig aufspringender, zarter Wandung versehenen Sporocysten, denen die Columella fehlt. Auf der Membran finden sich, wie in den Capillitiarknoten, Kalkablagerungen in Form spindelförmiger Körner.

1. *T. mutabilis* ROST.

Ihre kugeligen, oder von unten her etwas zusammengedrückten gummiguttgelb, gelbgrün oder orangeroth gefärbten Sporocysten stehen, auf einem relativ

---

[1]) = *Leocarpus vernicosus* LINK. Obs. I, pag. 25. = *Diderma atrovirens* FRIES, Syst. myc. III, pag. 103.

[2]) In einem grösseren pommerschen Kiefernwalde fand ich im April 1882 fast jeden Baum am Grunde mit Fructification des *Leocarpus* besetzt.

langen dünnen, pfriemlichen, gelb bis braun gefärbten Stiel. Auch in den kalkführenden meist rundlichen, oder länglichen (nicht scharf eckigen) Capillitiarknoten ist gelber Farbstoff abgelagert, während die übrigen Theile des Capillitiums ungefärbt erscheinen. An todten Stengeln, Holz etc. nicht selten.

Gattung 6. *Fuligo* HALL.

Fructification in berindeten Aethalien. Rinde sehr kalkreich, Capillitien wohlentwickelt, mit unregelmässigen Kalkknoten.

1. *Fuligo varians* SOMMERFELD[1]) = *Aethalium septicum* LINK.

Tritt besonders häufig auf Lohehaufen der Gerbereien und Gewächshäuser auf (daher Lohblüthe genannt), ist aber auch sonst auf faulenden Holztheilen, namentlich auf Eichen- und Kiefernstümpfen, überall in der warmen Jahreszeit anzutreffen. Der Plasmodienzustand stellt ein reichverzweigtes Netzwerk dar, zeigt gummiguttgelbe Färbung und erreicht 1 Decim. und mehr im Durchmesser. Die Plasmodien durchkriechen das Substrat und sammeln sich später zum Zwecke der Fructification an der Oberfläche desselben in Form von oft fussbreiten, rahmartigen glänzend gelben Massen an, indem sie neben und übereinander kriechen und ihre Zweige sich verflechten und vielfach anastomosiren. So entsteht der junge Fruchtkörper (Aethalium). Anfangs haben alle Theile des Geflechtes gleichen Bau, später aber wandert aus der peripherischen Schicht des Geflechtes alles körnige Plasma nach dem innern Theile des Fruchtkörpers, sodass nur die hyaloplasmatischen Hüllen, nebst Kalk und Farbstoff zurückbleiben, die später collabirend und eintrocknend die gelbe bis braune, selten farblose Rinde bilden.

In Folge des Zuzuges von Plasma schwellen die Plasmodienäste des Fruchtinneren nicht unbeträchtlich an, nunmehr dicht zusammenschliessend, und bald darauf sich nach dem Physareentypus ausbildend, indem sie eine Wandung, ein netzförmiges mit unregelmässigen Kalkblasen versehenes Capillitium und kuglige violettbraune Sporen erhalten. Diese Aethalien zeigen die Kuchenform und sehr schwankende Dimensionen. Oft überschreitet ihr Durchmesser kaum 1 Centim., oft geht er über drei Decim. hinaus.

Unter gewissen äusseren Bedingungen (Austrocknen des Substrates oder Kälteeinwirkungen) gehen die Plasmodien nicht selten Sclerotienbildung ein. Diese Körper stellen Knöllchen oder knotenförmige, oft gekröseartige Massen dar und sind oft ähnlich wie die Fruchtkörper, von bedeutender Grösse. Das Innere dieser, zuerst von DE BARY beobachteten Körper, zeigt sich zusammengesetzt aus zahllosen, meist $\frac{1}{40}$—$\frac{1}{27}$ Millim. grossen rundlichen oder durch gegenseitigen Druck eckigen Zellen. Da der Inhalt derselben später erstarrt, so erhält das Ganze hornartig-spröde Consistenz.

Ueber das physiologische Verhalten der Plasmodien, Fruchtkörper und Sclerotien vergleiche Abschnitt 2, pag. 70 ff. 76, 79, 81—84, 87, 92.

Gattung 7. *Aethaliopsis* ZOPF.

Früchte wie bei *Fuligo* in Aethaliumform, mit wenig entwickelter stark verkalkter Rinde. Capillitium sehr reich netzmaschig, und sehr reich an unregel-

[1]) Literatur: DE BARY, Myzetocoen, pag. 68 und pag. 11. — ROSANOFF, Sur l'influence de l'attraction terrestre des Plasmodes des Myxomycètes (Mem. de la Soc. des sc. nat. de Cherbourg 1868). — STAHL, Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884. — JÖNSSON, Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. 1883. — ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 134. — REINKE und RODEWALD, Studien über das Protoplasma. 1881.

mässigen Kalkblasen. Sporen im Gegensatz zu allen andern Calcariaceen ellipsoidisch, niemals kugelig.

1. *Aeth. stercoriformis* Z.

Die Fruchtkörper (Fig. 26, VII) haben eine sehr täuschende Aehnlichkeit mit Hühnerkoth. Die von mir auf faulenden Blättern bei Berlin gefundenen Specimina sind sehr variabel in Form und Grösse. Manche zeigen nur wenige Millim., andere mehrere Centim. im Durchmesser; die meisten, grösseren sind wurstförmig, ihrer ganzen Länge nach mit breiter Basis dem Substrat aufsitzend, höckerig-uneben (Fig. 26, VII). Umgeben mit dünner, kalkreicher, kreideweisser, sehr zerbrechlicher Rinde, zeigen sie im Innern ein grauweisses Capillitium, das in seinen Knoten reich an Kalkkörnchen erscheint. Ein Hypothallus ist nur schwach entwickelt. Die ellipsoidischen braunen Sporen, mit feinen Wärzchen dicht besetzt, besitzt eine Länge von 10,5 bis 18,5 mikr. bei einer Dicke von 9,3 bis 14,5 mikr.

Fam. 2. Didymiaceen Rost.

Die Capillitien stellen stets schlanke überall etwa isodiametrische Stränge dar, welche direct von dem unteren Theile der Wandung (oder der Columella) nach dem oberen und in Richtung von Radien verlaufen oder auch parallel gestellt sind (Fig. 13). Die nicht häufigen Seitenzweige gehen in der Regel unter spitzem Winkel von den Hauptsträngen ab. Ihre Insertionsstellen sind gewöhnlich nicht erweitert. Hie und da tritt Anastomosenbildung ein. Nach dem Gesagten folgen die Didymiaceen-Capillitien dem Radientypus (pag. 43). Nur ausnahmsweise umschliessen die Stränge Kalkmassen und erscheinen dann an den betreffenden Stellen aufgetrieben (Fig. 35, A). Die Columella, wo eine solche vorhanden, ist niemals in Form einer die ganze Sporocyste durchziehenden Säule vorhanden. Kalk wird ausser in den Capillitiumsträngen noch vorzugsweise auf resp. in der Wandung, der Columella, dem Stiel oder dem Hypothallus eingelagert, entweder in Form von Krystallen oder in Körnerform. Bei weitem vorherrschend ist die einfache Sporocystenform, Plasmodiocarpien- oder auch Aethalienbildung kommt nur ausnahmsweise vor. In perpendiculärer Richtung stark entwickelte Früchtchen, wie sie die Spumariaceen zeigen, fehlen, wie es scheint, gänzlich.

Gattung 1. *Didymium.*

Bei den meisten Vertretern erfolgt die Fructification unter der Form einfacher Sporocysten, bei einigen wenigen immer, oder unter bestimmten äusseren Verhältnissen, in Gestalt von Plasmodiocarpien. Dabei erscheinen die Früchte entweder monoderm (mit nur einer Cystenhaut: Fig. 13, B) oder diderm (mit 2 Häuten: Fig. 11, I) und daher wurde letztere Form früher in die alte Gattung Diderma gestellt. Das Aufspringen der Früchte erfolgt meist unregelmässig, und nur bei wenigen Repräsentanten reisst die Membran regelmässig-sternförmig auf. *(D. Trevelyani* Grev., *D. floriforme* Bull.) Der Cysten-Haut ist Kalk auf- oder eingelagert in Form von Drusen oder Körnern, nicht aber in Schuppen. Wo eine Columella vorhanden wölbt sie sich breit, seltener als Keule in die Sporocyste hinein (Fig. 13, B). Bei einigen Arten *(D. physarioïdes* Pers. und *D. (Chondrioderma) spumarioïdes* Fr., Fig. 12, III und IV) kommt der Hypothallus (h) zu besonderer Entwicklung. (Ich ziehe hierher auch die Gattung *Chondrioderma* Rost., weil ihre Charaktere nicht zu einer Trennung von *Didymium* ausreichend sind).

1. *D. farinaceum* SCHRADER[1]).

Die Plasmodien dieses auf faulenden Pflanzentheilen gemeinen Mycetozoums erscheinen von zierlich baumförmiger Configuration und weisser Färbung. Bisweilen erreicht ihr Durchmesser zwei Centim. Sie fructificiren mit Vorliebe auf benachbarten Pflanzentheilen und zwar stets in Form einfacher Sporocysten. Letztere sind etwa senfkorngross, hemisphärisch, unterseits deutlich genabelt und bald länger oder kürzer gestielt oder auch völlig stiellos (Fig. 13 A, B.). Ihre einfache homogene Haut, meist durch violette Felder marmorirt, erscheint auf der Ausenfläche wie mit Mehl bestäubt, in Folge von Kalkablagerungen in Form zierlicher, meistens morgensternförmiger Drusen (Fig. 35, B). Wo ein Stiel vorhanden, ist derselbe von der Sporocyste getrennt durch eine dunkelbraune, meist convexe, als Columella sich in die Frucht hineinwölbende Haut (Fig. 13, B). Von ihr aus strahlen die dünnen, spärlich und spitzwinklig verzweigten, hier und da anastomosirenden, meist wellig gebogenen Capillitiumstränge (Fig. 13, C), die, wenigstens in manchen Früchten, stellenweis blasige Auftreibungen besitzen und dann an solchen Stellen in der Regel grössere oder kleinere Kalkdrusen von der verschiedensten Grösse und Form einschliessen (Fig. 35, A bei d). Auch der zellige Raum zwischen Columella und Stiel enthält meist Gruppen von Kalkkörnchen, während der schwarze Stiel kalkfrei zu sein scheint. Die Sporen sind braunviolett, mit Wärzchenskulptur versehen, 10—13 mikr. im Durchmesser haltend.

2. *D. complanatum* BATSCH = *D. Serpula* FRIES.[2])

Abweichend von andern Didymien besitzen die Plasmodien dieser minder häufigen Art ein hellgelbes Pigment. Die Fructification erfolgt in Plasmodiocarpien, welche aderförmige, meist verzweigte Schläuche darstellen von einfacher, oder durch Verzweigung und Anastomosenbildung unregelmässig-netzartiger Configuration, wodurch sie an *Cornuvia serpula* und *Hemiarcyria serpula* erinnern. Die Columella fehlt. Infolge vielfacher Verzweigung und Anstomosirung stellt das Capillitiumsystem ein relativ dichtes Netz dar; in den Maschen desselben finden sich, wie DE BARY zuerst nachwies, die bereits auf pag. 77. besprochenen kugeligen Excretbehälter (Pigmentzellen DE BARY's), die als Inhalt körnige Massen und einen gelben Farbstoff führen, während ihre Membran violettbraune Tinction zeigt. Sie erinnern an die Excretblasen von *Lycogala flavofuscum* (Fig. 23, A, i). An Grösse übertreffen sie die nur 7—8 mikr. messenden violettbraunen skulpturlosen Sporen ums Vielfache. Ueberdies stehen sie meistens mit den Capillitiumsträngen in Verband. Dass sie nicht Zellen im eigentlichen Sinne, etwa abnorm grosse Sporen darstellen, geht wie früher bereits erwähnt, daraus hervor, dass sie weder einen Kern, noch Plasma führen.

3. *D. difforme* PERS.[3])

Eine überall sehr gemeine, todte Stengel und Blätter bewohnende, auch auf Excrementen der Pflanzenfresser häufige Art, die historisch ein besonderes In-

[1]) Literatur: DE BARY, Mycetozoen. pag. 6. 9. — ROSTAFINSKI, Monogr. pag. 153.

[2]) Literatur: BATSCH, Elenchus fungorum. pag. 251, tab. 170. — FRIES, Systema myc. III. pag. 126. — DE BARY, Mycetozoen, pag. 9. 11. 61. ROSTAFINSKI, Monogr. pag. 151. — COOKE, Myxomycetes. pag. 30 (unter *D. complanatum*).

[3]) Literatur: DE BARY, Mycetozoen, pag. 124 (unter *Didymium Libertianum*). — FRESENIUS, Beitr. z. Mycol. pag. 28 unter *Diderma Libertianum*). — LIBERT, Plant. crypt; Ardenn: fasc. III (unter *Diderma liceoides* FR.) — CIENKOWSKI, Das Plasmodium, PRINGSH. Jahrb. III (unter *Phy-*

teresse besitzt, insofern als an ihr zuerst die (pag. 25, Fig. 7, dargestellte) Entwicklungsweise des Fusionsplasmodiums seitens CIENKOWSKI's demonstrirt ward.

Die den Sporen entschlüpften Schwärmer gehen unter ungünstigen Verhältnissen einen Mikrocysten-Zustand ein (vergl. pag. 90). Unter günstigen werden sie zu Amoeben, die zu einem farblosen, reich verzweigten, baum — netzförmigen, mitunter spannengrossen Plasmodium zusammen treten. Auf ihm entstehen, durch Ansammlung der Plasmamasse an den verschiedensten Punkten, zahlreiche Sporocysten, welche stets mit breiter flacher Basis dem Substrat aufsitzen, und von oben gesehen kreisförmig, elliptisch, bisquitförmig, lirellenartig oder auch ganz unregelmässig erscheinen. Ihr grösster Diameter beträgt etwa $\frac{1}{3}$ bis 3 Mm; indessen findet man, namentlich auf dünnen Pflanzenstengeln auch sehr häufig stark in einer Richtung verlängerte Früchtchen, die schon mehr plasmodiocarpen Charakter tragen.

Vertikalschnitte durch die Frucht (Fig. 11, I) lassen eine doppelte Wandung erkennen, eine zarte, farblose (oder am Grunde gebräunte), freie Innenhaut (s) und eine dickere, durch Incrustation mit unregelmässig eckigen Kalkstückchen weissgefärbte Aussenhaut (pr). An der Basalflächen der Sporocyste vereinigt, sind sie an der dem Substrat abgewandten Seite meist durch einen weiten Zwischenraum getrennt, höchstens am Scheitel verwachsen. Von der Basalfläche verlaufen radienartig gestellte Stereonemen, hie und da mit spitzen Winkeln verzweigt, und mit der innern Fruchtwand verwachsen. Uebrigens gehört *D. difforme* zu denjenigen Mycetozoen, bei denen häufig Reductionen des Capillitiums eintreten: in manchen Früchten wird man nur wenige Stränge in noch anderen keine Spur derselben finden. Eine Columella wird stets vermisst. Zwischen den normal kugeligen, etwa 10—15 mikr. messenden, glatten, violettbraunen Sporen, kommen häufig abnorm grosse und anders geformte vor, in deren Inhalt überdies Nahrungsreste eingeschlossen sein können (Vergl. pag. 53).

Gattung 2. *Lepidoderma* DE BARY[1]).

Hierher gehören diejenigen Didymiaceen, deren Sporocysten eine eigenthümliche Form der Incrustation ihrer Fruchtwand zeigen, nämlich Bildung von regel- oder unregelmässigen Schüppchen oder Schilderchen (Fig. 35, D). Im Uebrigen machen sich besondere Unterschiede gegenüber der vorigen Gattung nicht bemerkbar. Die Früchtchen sind bald in Sporocysten (Fig. 35, D), — bald in Plasmodiocarpienform (Fig. 25, C) entwickelt, im ersteren Falle mit oder ohne Stielbildung versehen. Bei der Plasmodiocarpienform unterbleibt die Columellenbildung. Das Aufspringen erfolgt regelmässig.

Hierher gehört z. B. das in der Plasmodiocarpien-Form bekannte *L. Carestianum* RABENH. (Fig. 25, C) mit einfacher, bis mehrere Centim. und 1—5 Millim. breiter flachpolsterförmiger Fructification, und *L. tigrinum* (SCHRAD) mit gestielten, halbkugelförmigen, unterseits stark genabelten Sporocysten; letzteres auf Moosen, Blättern, Holz nicht selten (Vergl. Fig. 35, D).

Fam. 2. Spumariaceen ROST.

In diese kleine Familie gehören einige Calcariaceen mit verlängerten einfachen oder verzweigten und dann zu Aethalien verbundenen Früchtchen. Letztere

---

sarum album). — ROSTAFINSKI, Monogrpahie, pag. 177 (unter *Chondrioderma)*. — COOKE, Myxomyceten pag. 39.

[1]) ROSTAFINSKI, Monographie pag. 187. — COOKE, Myxomycetes, pag. 43.

werden fast in ihrer ganzen Länge von einer Columella durchzogen, welche sammt dem etwa vorhandenen Stiel als Ablagerungsstätte für Kalk dient. Von ihr aus entspringen die im Allgemeinen nach dem Radien-Typus geordneten, z. Th. an die Didymiaceen, z. Th. an die Stemoniteen erinnernden, mit braunem Farbstoff tingirten Capillitiumstränge. Die Fruchtwand zeichnet sich durch ihre Zartheit aus und enthält theilweise Kalk in Krystallen oder Körnern auf- oder eingelagert.

Gattung 1. *Spumaria* Pers.

Die Aethalien stellen strauchartig-verzweigte Körper dar; eine eigentliche Rinde, wie sie z. B. bei *Fuligo varians* und *Lycogala* vorkommt, fehlt, oder ist nur bei gewissen Formen vorhanden, doch erscheint im ersteren Falle die einfache Haut der Einzelfrüchte bisweilen stark mit Kalk incrustirt und dann etwa rindenartig. Der Gestaltung der Einzelfrüchte entsprechend geht natürlich auch die Columella Verzweigungen ein. In ihrer Verzweigungsweise erinnern die Capillitienstränge an die Didymiaceen.

1. *Spumaria alba* Bull.[1])

Die weissen Plasmodien dieser gemeinen Art kriechen in Menge zusammen, um relativ grosse, bis 2 Centim. und darüber hohe und an Zweigen oft Decimeter lange dendritische Aethalien zu bilden, deren Membran durch Kalkablagerungen schneeweisse Färbung annimmt und sehr zerbrechlich wird. Mitunter tritt, wenn die Zweige dick und kurz werden, die Strauchform zurück. Die dunkelbraunen Capillitiumstränge verzweigen sich unter spitzen Winkeln und anastomosiren hie und da. Ihre einerseits der Columella, andererseits der Wandung angefügten Enden sind schmal und farblos.

In den von mir untersuchten Fällen waren die Capillitien durch zierliche knotenförmige Verdickungen ausgezeichnet, deren andere Beobachter nicht erwähnen. Die in Menge schwarz aussehenden, unter dem Mikroscop violettbraun erscheinenden kugeligen Sporen weisen deutliche Wärzchen-Sculptur auf und messen etwa 12—15 mikr.

Gattung 2. *Diachea* Fries.[2])

Von *Spumaria* ist dieses Genus dadurch verschieden, dass die Sporocysten zierliche, einfache Früchtchen bilden, die mit deutlichem Stiel versehen sind. Hierzu kommt noch der *Comatricha*-artige Charakter des Capillitiums, der sich darin ausspricht, dass die Capillitiumstränge ziemlich auffällige Biegungen machen, sich im Allgemeinen nicht unter spitzen Winkeln verzweigen und durch sehr reiche Anastomosenbildung ein Netzwerk formiren.

1. *D. leucopoda* Bull.[3])

Die Gattung wird nur von dieser einen Species (= *Diachea elegans* Fr.) repräsentirt, deren lebhaft wandernde, milchweisse Plasmodien zierlich aderige Netze von relativ beträchtlicher Grösse (oft eine Spanne breit) bilden und mit Vorliebe auf lebende Pflanzen hinaufkriechen, um daselbst zu fructificiren. Zur Zeit dieses von Fries beobachteten Prozesses sammelt sich das Plasma an den

---

[1]) Fries, Systema III, pag. 94. — Rostaf., Monogr., pag. 191. — Cooke, Myxom., pag. 45.

[2]) Fries, Systema myc. III, pag. 155. —

[3]) Bulliard, Champignons de la France, pag. 121, tab. 502. Fig. 2. — Fries, Systema myc., pag. 155. — Corda, Icones V, tab. 3. — de Bary, Mycetozoen, pag. 14. — Rostafinski, Monographie, pag. 190. — Cooke, Myxomycetes, pag. 44.

verschiedensten getrennten Punkten, etwa ähnlich wie bei *Didymium difforme*, zu kleinen halbkugeligen weissen Tröpfchen an, die sich erheben und einen Stiel bilden, an welchem die Plasmamasse hinaufkriecht, um die cylindrische, an *Stemonitis* erinnernde Sporocyste zu bilden. Anfangs weiss nimmt sie später Gelbfärbung an, um zuletzt schwarz zu werden, während der dicke kugelige Stiel durch weisse Färbung lebhaft mit ihr contrastirt. Der ganze Apparat erreicht meist eine Länge von 2 Millim. Jene weisse Färbung des Stieles beruht auf der Einlagerung von Kalkkörnern, die sich im centralen Theile finden und diesen opak erscheinen lassen, während die ihn überziehende Haut kalkfrei und glashell bleibt. Auch in der die verschmälerte Fortsetzung des Stieles bildenden Columella erfolgt reichliche Kalkablagerung, sodass auch sie milchweiss erscheint. Von ihr aus entspringen zahlreiche braune[1]) Capillitiumstränge, welche ein reichmaschiges Netzwerk von *Comatricha*-artigem Charakter bilden. Zwischen ihnen liegen die violettbraunen kugeligen, glatten, etwa 8 mikr. messenden Sporen. Im grösseren oberen Theile bildet die Sporocystenmembran ein sehr zartes, gerunzeltes, glashelles, irisirendes Häutchen, das nach der Reife bald obliterirt. Im kleineren unteren Theile tritt derbere Beschaffenheit zu Tage, hier ist meistens auch schwache Kalkeinlagerung und daher eine weissliche Färbung vorhanden. Dieser Theil bleibt dann auch, während der obere untergeht, bestehen, ähnlich wie bei den Arcyrien.

II. Amaurochaetaceen ROST.

Sie differiren von den Calcariaceen sehr wesentlich darin, dass ihre vegetativen Zustände und demgemäss auch die Fructification keinen Kalk führen. Das Capillitium folgt dem Baumtypus (Fig. 16, B) oder dem Strauchtypus (Fig. 17, B), die im morphologischen Theile näher charakterisirt wurden.[2]) Die Columellen ragen meist in Form von Säulen oder Platten in die Sporocysten oder Aethalien hinein. Capillitium, Columella, Sporen und Wandung der Früchte sind meist gleichartig und zwar (mit Ausnahme von einigen Lamprodermen) in dunklen Tönen (bräunlich bis schwarz) gefärbt.

Fam. 1. Stemoniteen ROST.

Charakteristisch ist zunächst die Fructification in einfachen Sporocysten; Plasmodiocarpien und Aethalienbildung fehlt durchaus. Ohne Ausnahme findet eine Stielbildung an den Sporocysten statt, der Stiel setzt sich als lange borstenförmige Columella in die Frucht fort. Von ihr aus entspringen in ihrer ganzen Länge zahlreiche Capillitiumstränge, wie an einem Baumstamm die Zweige (Baumtypus). Sie gehen meist reiche Verzweigung und Anastomosenbildung ein.

Gattung 1. *Stemonitis* GLEDITSCH.

Die Plasmodien sammeln sich zu kleineren oder grösseren, meist kuchenförmigen Massen an, welche auf dem Substrat eine dünne, meist derbe Haut (Hypothallus) abscheiden. Sodann contrahirt sich die Masse und nun tritt die Bildung von dicht gedrängten, stets cylinderförmigen Früchtchen auf), die in ihrer ganzen oder fast ganzen Länge von der Columella, dem verschmälerten Ende des Borstenform zeigenden Stieles, durchzogen werden und einen Rohrkolben *en miniature* darstellen (Fig. 28, b). Von der Columella aus gehen zahl-

---

[1]) Weisses Capillitium, wie es ROSTAFINSKI anführt, habe ich nie sehen können.

[2]) pag. 45.

reiche Zweige, deren letzte Verästelungen in der oberflächlichen Region der Sporocyste ein unregelmässiges Maschennetz bilden; die äussersten Aestchen, die ziemlich dünn erscheinen, stehen mit der sehr leicht vergänglichen Membran in Verbindung.

1. *St. ferruginea* EHRBG.[1])

Die von FRIES gesehenen Plasmodien sind citronengelb, und stellen nach DE BARY unmittelbar vor dem Beginn der Fructification unregelmässig-gelappte, höckerige Körper dar, welche 1—3 Millim. dick und oft bis über 5 Centim. breit sind. Beobachtet man einen solchen Körper andauernd, so sieht man die Höcker auf seiner Oberfläche allmählich schärfer hervortreten und letztere nach wenigen Stunden mit cylindrischen, vertical stehenden Warzen dicht bedeckt: es sind die jungen Früchte, die mit zahlreichen stumpfen durchsichtigen und radialgestreiften Papillen bedeckt erscheinen. Die Papillen dicht benachbarter Früchtchen stehen in Berührung miteinander. Später, wenn die Früchtchen den Stiel bilden, werden sie schmutzigröthlich, dann rostbräunlich oder zimmetfarben und etwa 1—1,5 Centim. hoch. Ihr schwarzer Stiel erreicht nicht selten die Länge der Sporocyste, ist aber sehr häufig kürzer als dieselbe, oft von auffallend geringer Länge. Im Gegensatz zu der folgenden Art erscheint die Sporenfärbung lebhaft schmutzig rostroth bis rostbräunlich, auch die Färbung der Capillitiumstränge weniger dunkel. An den ziemlich kleinen, nur 5,3—6,5 mikr. messenden, sehr dilurirt hellbräunlichen Sporen vermisst man ausserdem eine besondere Skulptur. Die äussersten Aestchen der Capillitiumstränge sind verbunden zu einem ziemlich engmaschigen Netzwerk.

St. ferruginea repräsentirt eine der gemeinsten Myxomyceten und ist im Sommer an faulenden Baumstümpfen von Kiefern, Pappeln etc. ausserordentlich häufig. Oft findet man die Früchtchen zu grossen, bis 6 Centim. im Durchmesser haltenden Gruppen in dichtester Form zusammengedrängt. In solchen Fällen bleiben die Fruchtstiele gewöhnlich ganz kurz.

2. *St. fusca* ROTH.

Fast eben so häufig wie vorige Art und mit ihr meist an derselben Localität auftretend, unterscheidet sie sich sowohl durch die Färbung ihrer Plasmodien (sie sind weisslich) als auch durch die Färbung der Früchte, die erst weisslich, dann schmutzig-röthlich und endlich dunkelbraun (schmutzig-violett-braun) tingirt sind. Die Grösse der letzteren beträgt gewöhnlich 1—$1\frac{1}{2}$ Centim., einschliesslich des an Grösse wechselnden Stieles. Capillitium und Sporen weisen violettbraune Färbung auf; letztere sind grösser als bei der vorigen Art (6,5—8,5 mikr.) und mit deutlicher Wärzchenskulptur versehen.

Gattung 2. *Comatricha* PREUSS.[2])

Die Sporocysten dieser der vorigen sehr nahe stehenden Gattung ahmen entweder die *Stemonitis*-Form nach oder sie sind ellipsoidisch bis kugelig (Fig. 16, A). Am oberen Theile der sich scheitelwärts verschmälernden Columella tritt eine Spaltung in mehrere, stärker als die gewöhnlichen Capillitiumelemente erscheinende, zur Wandung hin divergirende Stränge ein (Fig. 16, B).

---

[1]) Sylvae Berol., pag. 26, fig. 6. — BULLIARD, Champignons de la France, tab. 477, fig. 1. *Optime!* unter *Trichia axifera* BULL. — DE BARY, Mycetoz., pag. 62. — FRIES, Syst. myc. III, pag. 158. — ROSTAFINSKI, Monogr. pag. 196. fig. 31—39. 41—44 u. 50. — COOKE, pag. 46.

[2]) ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 197.

In Uebereinstimmung mit *Stemonitis* und im Gegensatz zu *Lamproderma* verzweigen sich die Capillitiumstränge unregelmässig (Fig. 16, B) und bilden durch Anastomosen Maschen, die meist nicht spitzwinklig, sondern polygonal erscheinen. Zwei häufige Arten sind:

1. *C. Friesiana* DE BARY.[1])

Die bald eirunden oder ellipsoidischen, bald kugligen Früchtchen sitzen mit ihrem bald längeren (bis 6 Millim.) bald kürzeren, pfriemlichen schwarzen Stiel einem schön entwickelten hautförmigen Hypothallus auf (Fig. 16, A). Die Theilung der Columella in mehrere Stränge erfolgt gewöhnlich in der Mitte der Sporocysten oder etwas höher. An den vielfach gekrümmten und verzweigten nach der Peripherie zu unmerklich verschmälerten, violettbraun gefärbten Strängen bemerkt man vielfache zur Netzbildung führende Anastomosen (Fig. 16, B). Die Sporen sind gleichfalls braunviolett, relativ gross (etwa 8—10 mikr. im Durchmesser) und mit glatter Membran versehen.

Die Plasmodien erscheinen ohne Färbung, auch die Sporocysten sind erst weisslich, dann werden sie fleischfarben, schmutzig-rosenroth und endlich rothbraun bis violettbraun oder schwarz. An todtem Holz, besonders der Nadelhölzer, häufig.

2. *C. typhina* ROTH.[2])

Diese Art ist an ihrer Stemonitis-Tracht zu erkennen, ihr Stiel ist beträchtlich kürzer als die Sporocyste; der ganze Apparat 2—4 Millim. hoch. Sporen hell violett-bräunlich, glatt 5,3—9,3 mikr. messend.

Gattung 3. *Lamproderma* ROST.[3])

Hierher gehören diejenigen Stemoniteen, deren kleine unscheinbare kugelige oder ellipsoïdische Sporocysten eine Columella besitzen, die höchstens bis zur halben Höhe des Behälters reicht und nicht zugespitzt, sondern cylindrisch oder am Ende keulig erscheint. Von dieser kurzen Columella entspringen an den verschiedensten Punkten schmale Capillitiumstränge, die sich ziemlich regelmässig und zwar unter spitzen Winkeln gabeln und an den verschiedensten Stellen, insbesondere aber an der Peripherie der Cyste anastomosiren. Die Haut der Sporocyste, obwohl sehr dünn, zeigt doch eine etwas grössere Resistenz als bei *Comatricha* und *Stemonitis*, und ist ausserdem durch auffälligen metallischen Glanz ausgezeichnet.

1. *L. violaceum* (FR.)[4]).

Die Früchte, die meist in kleinen oder grösseren Gruppen einem gemeinsamen häutigen, bisweilen nicht deutlich entwickelten, bräunlichen, irisirenden Hypothallus aufsitzen, sind mit Stiel nur 1—1½ Millim. hoch. Auf einem pfriemlich zugespitzten schwarzblauen, an dem erweiterten Grunde in den Hypothallus übergehenden feinen Stiel sitzen kugelige, an der Basis deutlich abgestutzte oder genabelte Sporocysten von ½—¾ Millim. im Durchmesser und von stahlblauer oder violetter bis tief blauschwarzer Färbung. Ihre zarte vergängliche Wandung irisirt gewöhnlich schön, wie ein Taubenhals. Sie umschliesst das ungefärbte reich verzweigte Capillitiumsystem und violettbraune (in Masse schwarz aussehende) sehr fein punktirte, 7,5—9,3 mikr. messende kugelige Sporen. Fructi-

---

[1]) in RABENH., fung europ. No. 568. — ROSTAFINSKI, Monogr. pag. 199.

[2]) ROST. l. c. pag. 197.

[3]) Von λαμπρὸς glänzend, schillernd, irisirend und τό δερμα die Haut.

[4]) Systema myc. III, pag. 162. — ROSTAFINSKI, l. c., pag. 204. — COOKE, l. c., pag. 50.

ficirt mit Vorliebe auf Moosen und Grasblättern, auf letzteren mit schön entwickeltem Hypothallus.

2. *L. columbinum* Pers.[1])

Von der vorigen weicht diese Art ab erstens durch die Birnform ihrer etwa $\frac{1}{2}$—$\frac{3}{4}$ Millim. hohen Sporocysten[2]), die auf einem ziemlich langen (1[1] Millim. messenden) derben dunklen Stielchen stehen und rauchbraun oder violettgrau gefärbt sind und bei schwacher Vergrösserung sehr schön irisiren (nach Art eines Taubenhalses, daher *L. columbinum*). Ein zweiter Unterschied liegt in der braunen Färbung der Capillitien, nur die peripherischen Aestchen ermangeln derselben. Die Sporen fand ich von sehr wechselnder Grösse (6,6—13,3 mikr.); sie sind braunviolett und mit zierlicher Wärzchenskulptur versehen. Kommt gleichfalls an Moosen vor.

3. *L. physarioïdes* A. und S.

Von den vorigen im Wesentlichen durch die kurze keulig-angeschwollene Columella verschieden, mit exact kugeliger auf schlankem Stiel stehender metallisch glänzender Cyste, violettbraunem Capillitium unter der Oberfläche dichter verzweigtem Capillitium und hellbraunem 12—14 mikr. messenden Sporen. An Stümpfen von Coniferen.

Fam. 2. Enerthenemeen Rostafinski.

Wie bei den Stemoniteen finden wir auch bei den Enerthenemeen im Gegensatz zu den Reticulariaceen und Brefeldiaceen wohl entwickelte Stielbildung, die als Columella die Sporocyste in ihrer ganzen Länge durchzieht. Das Ende dieser Columella aber besitzt eigenthümlicher Weise eine hautartige, discusförmige Verbreiterung. Während ferner bei den Stemoniteen die Capillitienstränge auf der ganzen Länge der Columella entspringen, sind hier die Insertionsstellen auf den Discus localisirt. Von ihm aus gehen die Stränge radienförmig aus und verzweigen sich unter spitzen Winkeln. Das Capillitumsystem gehört also dem Radientypus an.

Gattung 1. *Enerthenema* Bowman[3]).

Die Sporocysten sind kugelig, fein gestielt, die Capillitiumstränge gabelig nicht sehr reich verästelt, theilweis durch Anastomosen spitzwinkelige Maschen bildend.

1. *E. papillata* Pers.[4])

Die Plasmodien dieser todtes Holz bewohnenden, nicht häufigen Art sind weisslich. Die Anlagen der Sporocysten treten nach de Bary auf als zerstreute weissliche halbkugelige Körperchen. Im Centrum der Basis beginnt die Bildung eines nach oben sich verschmälernden Stieles, an dem die Plasmamasse hinaufkriecht und sich zur Kugel formt. Durch die Schwere derselben wird der Stiel gebogen, später streckt er sich wieder. Die Membran der Sporocyste setzt sich auch über den Stiel nach der Basis hin fort. Am Scheitel der Frucht ist gewöhnlich eine Papille vorhanden. Die Capillitiumfäden entspringen vom Rande

---

1) Fries, Syst. III, pag. 135 unter *Physarum bryophilum*. — Rost., Monogr., pag. 203.

2) In den mir zu Gebote stehenden Sammlungen habe ich nie kugelige Früchte gesehen, wie sie Rostafinski anzeigt.

3) Bowman, Transactions of the Linnean Society. London, Vol. XVI, part II (1830), pag. 151, pl. XVI.

4) de Bary, Mycetozoen, pag. 18 und pag. 68. — Rostafinski, Monographie, pag. 209. Cooke, Myxomycetes of Gr. Brit., pag. 51.

und der Unterseite der scheiben- oder flachtrichterförmigen apicalen Verbreiterung des Stieles. Die Sporen sind kugelig, allseitig verdickt und skulpturlos.

2. *E. Berkeleyana* Rostaf.[1]) ist von der vorigen Art wesentlich nur durch die Eigenthümlichkeit verschieden, dass die Sporen zu mehreren in Gruppen vereinigt sind und dorsiventralen Bau zeigen, der sich darin ausspricht, dass die eine Hälfte deutlich verdickt und warzig die andere unverdickt und glatt ist. Hierdurch erinnert die Sporenform entschieden an *Reticularia Lycoperdon* Bull.

Fam. 3. Reticulariaceen Zopf.

Die Fructification wird ausnahmslos repräsentirt von Aethalien (Fig. 17, AC), die aus zahlreichen, verlängerten Einzelfrüchten bestehen. Bei der Reife sind letztere nicht mehr zu unterscheiden, da sie der Membran entbehren. Ueberzogen ist der ganze Fruchtkomplex von einer papierartigen Haut, die auch an dem Basaltheile entwickelt ist. Von dieser Basalhaut (Hypothallus) erheben sich, wie schon Fries sah, an vielen Punkten Capillitiensysteme (Fig. 17, A), gebildet aus an der Basis sehr breiten und flachen Strängen, die nach der oberen Wandung zustrebend in der Regel unter spitzen Winkeln abgehende vielverzweigte und anastomosirende Aeste bilden (Fig. 17, B). Die Winkel der Zweige namentlich die unteren zeigen gewöhnlich stark entwickelte Schwimmhautform. Die den Einzelfrüchtchen entsprechenden Capillitiumsysteme stehen untereinander durch Anastomosen in Verbindung. Dem Hypothallus eingefügte Basaltheile der Capillitiumstränge (Fig. 17, B) hat Rostafinski, weil sie, wie schon Fries sah, der Regel nach in Form breiter Platten auftreten, als Columella-ähnliche Bildungen bezeichnet.

Im Gegensatz zu den nur eine Columella führenden Stemoniteen und Enerthenemeen würden also die Reticulariaceen zahlreiche Columellen besitzen.

Gattung 1. *Amaurochaete* Rost.

Ein durchgreifender Unterschied zwischen dieser und der folgenden Gattung liegt eigentlich nur darin, dass die Spore vollkommen kugelig ist und insbesondere allseitige Verdickung und allseitige Wärzchenskulptur zeigt, ein minder wichtiges Merkmal bietet die sehr dunkle Färbung der Hülle sowohl, wie des Capillitiums und der Sporen.

Die einzige Species *A. atra* Alb. und Schw.[2]) (Fig. 17, AB) lebt wie es scheint nur an noch ziemlich frischen Kiefernstümpfen und gefälltem Kiefernholz und ist im Sommer und Herbst in Deutschland überall gemein. Auf der Oberseite des Substrates sitzend nehmen die relativ grossen $\frac{1}{2}$ bis 3 Centim. und darüber breiten Aethalien Halbkugel-, Polster- oder Kuchenform an, während sie an der Unterseite der Stämme entstehend mitunter kreiselförmig oder kurz-birnförmig erscheinen. Häufig hängen 2 oder mehrere Aethalien fest zusammen. Ueberkleidet sind sie mit einer papierartigen, dünnen glänzend schwarzen Haut, die auch an der dem Substrat zugekehrten Seite dieselbe Beschaffenheit trägt (Hypothallus). Fries sah, dass die jüngsten Zustände der Aethalien weiss waren, dann ins schmutzig Gelbliche, Braunrothe, Braune und endlich ins Schwarze übergingen. In den von mir beobachteten Fällen waren die Aethalien erst weiss, dann schwach

[1]) Rostafinski, Monographie, Suppl. 29. — Cooke, Myxomycetes, pag. 51.

[2]) = *Reticularia atra* Fries, Syst. Myc. III, pag. 86. Daselbst ganz treffliche Charakteristik der Art. — Rostafinski, Monogr. pag. 210. Cooke, The Myxom. of Gr. Br. pag. 52.

rosenroth, bald darauf schwach violett, dann violettbraun und endlich glänzend schwarzbraun.

Die übrigens sehr zerbrechliche Hülle der Aethalien löst sich durch einen basalen Querriss gewöhnlich in einem Stück ab und nun werden die schwarzen warzigen Sporen überall hin verstreut, während die schwarzen Capillitiensysteme auf dem Hypothallus noch lange Zeit als starre Gebilde stehen bleiben.

Gattung 2. *Reticularia* BULL.[1])

Die Dorsiventralität der Sporen und die hellbraune Färbung von Fruchtwand, Capillitium und Sporen bilden die unterscheidenden Merkmale gegenüber dem Genus *Amaurochaete*.

R. Lycoperdon BULL., der einzige Vertreter, bewohnt Baumstämme (Eichen, Birken, Erlen, Tannen). Seine Fruchtkörper sind von wechselnder Form und Grösse, bald flach-, bald gewölbt-polsterförmig (Fig. 17, C), dann der *Amaurochaete atra* sehr ähnlich, bald von Gestalt des *Lycogala flavo-fuscum* (Fig. 26, V). (*Lycoperdon*-artig), 1—7 Centim. und darüber im grössten Durchmesser. Bedeckt sind die Aethalien von einer papierartig dünnen aber doch haltbaren, glatten oder schwachwarzigen Rinde, deren Färbung silberig-hellbraun oder auch dunkler braun erscheint. Sie springt bei der Reife unregelmässig auf. In der Färbung stimmen die Capillitien mit der Sporenmasse, die hellbraun erscheint, überein.

An den nicht ganz kugeligen Sporen fällt der dorsiventrale Bau auf (Fig. 17, D). Die eine meist grössere Hälfte der Membran ist nämlich nicht sowohl deutlich verdickt, sondern auch mit besonderer wärzchenförmiger Skulptur und deutlichem gelbbraunen Colorit versehen, während die andere Membranhälfte weder Verdickung noch Bräunung, noch Skulptur zeigt. Ueberdies treten die Sporen in geringerer oder grösserer Zahl zu kleineren oder grösseren, rundlichen oder unregelmässigen Gruppen zusammen (Fig. 17, E) und ordnen sich dabei meist so, dass die verdickte Hälfte nach aussen, die unverdickte nach innen zu liegen kommt. Sie liegen aber keineswegs nur lose beisammen, sondern stehen mit einander in Verbindung und zwar gewöhnlich durch einen kleinen Isthmus von erstarrtem Plasma (Fig. 17, D).[2])

Unterordnung 2. Coelonemeen.

Familie 1. Trichiaceen ROST.

Die Eigenartigkeit der Vertreter dieser Familie beruht wesentlich auf den morphologischen Eigenschaften des mechanischen Systems und prägt sich in erster Linie aus in der Skulptur der Capillitienröhren. Dieselbe tritt nämlich auf in Form von zierlichen Spiralleisten, mit welchen bei gewissen Repräsentanten noch Erhabenheiten von anderer Form (Längsleisten, welche die Spiralumgänge verbinden, oder auch stachelartige Protuberanzen) combinirt erscheinen (Vergl. Fig. 21 und Text).

Im Uebrigen steht das mechanische System auf einer niedrigeren Stufe der Ausbildung, als bei der folgenden Familie (den Arcyriaceen). Während nämlich letztere ein wohlentwickeltes Netzsystem besitzt, kommt es bei den Trichiaceen

---

[1]) BULLIARD, Champignons de la France tab. 446 und 476. (Gute Abbildungen). — FRIES, Syst. myc. III, pag. 87. — ROST. Monogr., pag. 240. — COOKE, Myxom., pag. 60.

[2]) Die Gruppenbildung und die Art der Verbindung der Sporen scheint bisher nicht beobachtet zu sein.

überhaupt nicht zu einer ausgeprägten Netzbildung; denn die langen, nur wenig verzweigten Röhren der Hemiarcyrien weisen nur sehr spärliche Anastomosen auf, und bei den Trichien bleiben die zahlreichen kurzen Capillitiumröhren sogar gänzlich isolirt. Ihre Entstehungsweise, von STRASSBURGER eruirt, wurde bereits im morphologischen Theile (pag. 48) besprochen.

In Bezug auf ihre Function dürfen die Trichiaceen-Capillitien als Analoga der sogenannten Schleuderzellen (Elateren) der Lebermoose, sowie der Capillitien der Gastromyceten angesprochen werden, also als Organe, welche der Sporenausstreuung dienen. Sie sind nämlich stark hygroscopisch und machen sehr energische, drehende Bewegungen, zu denen sie durch ihre zarte, elastische Membran und durch ihre Spiralleisten besonders befähigt werden. (Vergl. pag. 94).

Von Fruchtformen werden erzeugt: die einfache Sporocyste und das Plasmodiocarp, während die Aethalienform fehlt. Jene lassen stets die Columella vermissen. Kalkausscheidungen scheinen bei der Fructification nicht vorzukommen.

Gattung 1. *Hemiarcyria* ROSTAF.

Der Hauptcharakter der Gattung spricht sich im Capillitium aus. Dasselbe besteht aus Röhren, welche länger sind, als die der Trichien und durch spärlich auftretende Anastomosen unter einander verbunden erscheinen zu einem weitläufigen Netz. Ihre Enden sind entweder frei endigend oder mit dem Stiel-Inhalt in Verbindung stehend. Die Früchte treten als gestielte Sporocysten auf (Fig. 12, II) oder als Plasmodiocarpien. (Fig. 25 B).

1. *H. serpula* SCOP.[1])

Allem Anschein nach fructificirt diese nach FRIES mit lebhaft gelben Plasmodien versehene Art ohne Ausnahme in Plasmodiocarpien. Letztere stellen äusserst zierliche vielgestaltige Adersysteme dar, die in der Regel durch Anastomosenbildung zu losen, unregelmässigen oder regelmässigen Netzen werden (Fig. 25, B), sonst aber auch einfache oder wenig verzweigte, gebogene Stränge bilden. Die von mir gesehenen hielten ein bis mehrere Centimeter im Durchmesser, während die Strangdicke etwa einem Pferdehaar entsprach. Durch ihre lebhaft goldgelbe oder orangene Färbung contrastiren sie lebhaft mit dem durch morsches Holz, Blätter, Zweige etc. gebildeten Substrat. Die zarthäutige, auf der Rückenlinie der ganzen Länge nach unregelmässig aufspringende Membran umschliesst die goldgelbe Masse des Capillitiums und der Sporen. Letztere erinnern durch ihre Netzskulptur einerseits an *Trichia chrysosperma*, andererseits durch Engmaschigkeit an *Cornuvia serpula*, nur mit dem Unterschiede, dass hier die Maschen regelmässiger und enger erscheinen. Der Durchmesser der übrigens kugeligen Sporen beläuft sich auf 10,6—13,3 mikr. An den erheblich geringeren Durchmesser (5,3 bis 6,5 mikr.) zeigenden, relativ sehr langen (einige Millim.) an den Enden plötzlich zugespitzten oder gerundeten, schwefelgelben Capillitiumröhren bemerkt man nur spärliche, hie und da aber auch öftere Gabelung. Die Röhren bilden vielfach Schlingen und sind mit 3—4 schmalen Spiralleisten ausgestattet, deren Zwischenthäler das Drei- bis Vierfache der Breite von jenen erreichen. Von den Spiralleisten gehen unter nahezu rechtem Winkel spitz-

---

[1]) FRIES, Systema myc. III, pag. 188 (unter *Trichia serpula)*, — CORDA, Icones. VI. pag. 13 Tab. II, Fig. 34 (unter *Hyporrhamma reticulatum)*. — WIGAND, Zur Morphologie und Systematik der Gattungen *Trichia* und *Arcyria* (PRINGSH. Jahrb., pag. 40). — ROSTAFINSKI, Monogr., pag. 266 (Fig. 200, 227 und 228). — COOKE, Myxom., pag. 68.

stachelartige Fortsätze aus, deren Länge $\frac{1}{2}$ oder $\frac{1}{3}$ des Röhrendurchmessers beträgt. (Aehnlich wie in Fig. 25, IV).

2. *H. rubiformis* PERS.[1])

Die gestreckt-kreiselförmigen, bisweilen fast cylindrischen, seltener birnförmigen (Fig. 12, II) Sporocysten dieser Art zeigen dunkelrothbraunes bis schwarzbraunes Colorit und meistens metallischen Glanz. Sie gehen allmählich in einen bald kürzeren, bald längeren Stiel über. In der Regel sind die Stiele zweier oder mehrerer Früchte zusammengewachsen, bisweilen auch die Früchte selbst. Bei der Reife entsteht ein wenig unterhalb des Scheitels ein Querriss, durch welchen ein deckelartiger Theil abgesprengt wird, den das sich streckende Capillitium dann in die Höhe hebt. Letzteres, von schön rothbrauner Färbung, besteht aus sehr langen, nur hie und da durch einen Seitenzweig anastomosirender Hohlröhren. Die Spiralbänder, zu 2—4 vorhanden, sind hie und da mit Stacheln versehen und durch Zwischenräume getrennt, welche das Doppelte ihrer Breite betragen (Fig. 21, IV). In Masse erscheinen die Sporen von der Färbung der Capillitien. Sie messen 10—12 mikr.

Gattung 2. *Trichia* HALL.

Die Trichien sind vor den Repräsentanten der Gattungen *Hemiarcyria* und *Prototrichia* dadurch ausgezeichnet, dass ihre Coelonemata weder untereinander, noch mit der Wandung in Verbindung stehen, vielmehr ganz frei sind. Damit hängt der Umstand zusammen, dass die Röhren an beiden Enden zugespitzt sind. Bei der Mehrzahl der Arten treten sie in einfacher, cylindrischer oder spindeliger Gestalt auf, bei *Tr. fallax* dagegen kommen auch verzweigte Capillitienröhren vor. Der Regel nach besteht die Skulptur bloss aus Spiralleisten, nur ausnahmsweise treten auf letzteren stachelartige Erhabenheiten auf *(Tr. Jackii)*, oder feine Längsleisten verbinden die Spiralen *(Tr. chrysosperma)*. Wo ein Stiel vorhanden, geht seine mit Sporen oder organischen Massen erfüllte Höhlung entweder continuirlich in den Cystenraum über *(Tr. fallax)*, oder er ist durch eine Querhaut von diesem abgetrennt.

1. *Tr. fallax* PERS.[2])

Die Plasmodien dieser gemeinen, auf faulenden Baumstümpfen und morschen Brettern häufigen Art sind schön mennigroth gefärbt. Aus ihnen entwickeln sich Gruppen von keulen-, kreisel- oder birnförmigen, länger oder kürzer gestielten, $1\frac{1}{2}$—5 Millim. hohen, in den jüngsten Stadien mennigrothen, später strohgelben, ockergelben oder hell olivenbräunlichen Sporocysten.

Abweichend von allen übrigen Trichien besitzt die Art anstatt cylindrischer Capillitiumröhren spindelförmige, die in eine lang ausgezogene, skulpturlose, solide Spitze auslaufen. Dazu kommt das, wenigstens in manchen Fruchtexemplaren häufige Auftreten von verzweigten Capillitiumröhren. Die Entstehung derselben wurde neuerdings von STRASSBURGER genauer erforscht (vergl. pag. 63). Die Spiralen treten in der Dreizahl auf und springen wenig über die Oberfläche hervor. An den etwa 10—14 mikr. messenden Sporen ist eine feine Wärzchen-

[1]) DE BARY, Mycetozoen, pag. 25 (unter *Trichia rubif.)*. — ROSTAFINSKI, Monog., pag. 262. — COOKE, Myxomycetes, pag. 67.

[2]) ROSTAFINSKI, Monogr., pag. 243. — COOKE, Myxomycetes, pag. 61. — STRASSBURGER, Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien von *Trichia fallax*. Bot. Zeit. 1884. — WIGAND, Zur Morphologie und Systematik der Gattungen *Trichia* und *Arcyria* (PRINGSHEIM's Jahrb. III).

skulptur wahrzunehmen. Oft werden auch in der Höhlung des Stieles, die nicht (wie bei anderen Trichien) durch eine Membran von der Cyste geschieden ist, Sporen und Capillitien erzeugt, im andern Falle füllen die Stielhöhlung Klümpchen organischer Substanz aus. Ueber Bau und Entstehung der Cystenwand vergl. pag. 62.

2. *Tr. varia* PERS.[1])

Diese gleichfalls sehr häufige, insbesondere Baumstümpfe bewohnende Species producirt einfache Sporocysten von variabler Gestalt. Dieselben treten bald in sitzender, bald in gestielter Form auf. Im ersteren Falle zeigen sie Kugel-, Halbkugel-, Ei-, Nieren- oder Wurstform, im letzteren erscheinen sie birn- oder kreiselförmig. Meist weisen sie strohgelbe bis gelbbraune Färbung auf, die am Stiel in der Regel dunkler ist, oft ins Schwärzliche gehend. An den normal stets cylindrischen, unverzweigten Capillitiumröhren sind nur zwei Spiralen vorhanden, das zugespitzte Ende erscheint nur etwa 2—3mal so lang als der Durchmesser der Röhre. In Form und Grösse stimmen die Sporen mit denen der vorigen Art überein. Wo ein Stiel vorhanden, ist derselbe in seiner Höhlung mit unregelmässigen Klümpchen organischer Substanz erfüllt.

3. *Tr. chrysosperma* BULL.[2])

Ihre stets ungestielten Sporocysten stellen winzige etwa $\frac{1}{5}$—$\frac{1}{2}$ Millim. im Durchmesser haltende, schön gummiguttgelbe bis goldgelbe, meist zu Hunderten dicht zusammensitzende Kugeln dar. Die Capillitiumröhren bieten cylindrische Form dar und sind mit plötzlich zugespitzten, ca. 4—5 mikr. messenden, soliden fingerförmigen Enden versehen. Sie sind meistens kurz, dabei unverzweigt, 4—5 mikr. dick und mit 3—5 nur wenig über die Oberfläche hervortretenden Spiralfalten versehen. Durch feine, brückenartige, in der Richtung der Längsachse der Röhre orientirte Verbindungsleistchen erhält die Skulptur der Röhren einen besonderen Charakter (Fig. 21, III). Normale Sporen sind kugelig oder ellipsoïdisch, etwa 11—15 mikr. messend und mit kräftig entwickelten leistenartigen Erhabenheiten versehen, welche wenige grosse, meist unregelmässige Netzmaschen darstellen. Häufig sind in manchen Früchten abnorm grosse (bis 60 mikr. messende) Sporen von ellipsoïdischer bis stumpfeckiger Gestalt zu finden. An ihnen tritt die Netzskulptur meistens zurück. Erfüllt sind dieselben von dichtem, körnigen Plasma und glänzenden, fettartigen, grösseren Körpern.

Familie 2. Arcyriaceen ROSTAFINSKI.

Als eine der Haupteigenthümlichkeiten dieser Familie dürfte zunächst der Umstand hervorzuheben sein, dass das Capillitium im Gegensatz zu den Trichiaceen aus einer einzigen, vielfach verzweigten und vielfach anastomosirenden, daher netzförmigen Hohlröhre besteht. Die Verzweigung erfolgt bei *Arcyria* und *Cornuvia* nach dem eigentlichen Netztypus, bei *Lycogala* entspricht die Anordnung der Zweige mehr dem Strauchtypus. Der Durchmesser der Röhren derselben Frucht ist entweder wie bei den Trichiaceen im Wesentlichen überall der gleiche (*Arcyria*, *Cornuvia*) oder aber sehr ungleich (*Lycogala*). Betreffs der Skulptur der Röhren ist ein weiterer Unterschied gegenüber den Trichiaceen zu constatiren, der darin liegt, dass die Bildung von Spiralleisten

[1]) ROSTAF., l. c. pag. 251. — COOKE, Myxomycetes, pag. 63.

[2]) ROSTAFINSKI, Monogr., pag. 255. — COOKE, Myxomycetes, pag. 64. — DE BARY, Mycetozoen, pag. 26. — WIGAND, l. c.

stets unterbleibt. Von den Reticulariaceen unterscheiden sich die Arcyriaceen durch den Mangel columellaartiger Bildungen.

1. *Arcyria* HILL.[1])

Die Plasmodien der Arcyrien leben in faulendem Holz, dessen Elemente sie in Form eines nach allen Richtungen entwickelten, meist ungefärbten (z. B. *A. punicea* PERS. und *cinerea* BULL. nach eigenen Beobachtungen), mit feinen Zweigen versehenen Netzen durchziehen. Sie kriechen dann an die Oberfläche des Substrats, wo sie in Form von Schleimtröpfchen zur Erscheinung kommen. Diese fliessen zu einem breiten, flachen Körper zusammen, dann accumulirt sich das Plasma an einzelnen Punkten zur Bildung der Sporocysten. Letztere sind stets einfach, niemals Plasmodiocarpien oder Aethalien. Dabei erscheinen sie von regulärer Form, meist cylindrisch, kurz keulenförmig oder eiförmig, seltener kugelig, immer von einem Stiel getragen, der bald in gestreckter (*A. punicea* PERS., *A. pomiformis* ROTH, *A. cinerea* BULL.), bald (wie bei *A. incarnata* PERS. und *A. nutans* BULL.) in reducirter Form auftritt. Er stellt eine von unregelmässig-längsrunzeliger Haut gebildete Hohlröhre dar, die an der Basis eine scheibenförmige Erweiterung erfährt.[2]) Ihre Höhlung ist der ganzen Ausdehnung nach ausgefüllt von zellähnlichen, in mehrere Reihen eng an einander gelagerten, intensiv gefärbten, nach der Basis an Grösse zunehmenden Gebilden von grösseren Dimensionen als die Sporen (Fig. 12, I). Durch Druck lassen sie sich leicht isoliren. Durch allmähliche Erweiterung nach oben hin geht die Stielhaut in die Haut des Sporenbehälters über. Dieselbe zeigt im oberen Theile grosse Zartheit und in Folge dessen grosse Vergänglichkeit, in der unteren Partie dagegen erscheint sie dicker, im frischen Zustand deutlich geschichtet, oft mit besonderen, nach innen vorspringenden Erhabenheiten und Längsfalten versehen. (Bei *A. nutans* z. B. mit netzartig-verbundenen Leisten, bei *A. punicea* mit spitzen Zähnchen oder Wärzchen, bei *A. affinis* ROSTAFINSKI mit dicht gestellten Stachelchen.) Die untere Region der Membran geht entweder ganz allmählich und unter Aufgeben der Verdickungen in die obere über (*A. incarnata, nutans*), oder aber beide sind ziemlich scharf gegen einander abgesetzt (*A. punicea, A. cinerea*). Im letzteren Falle erfolgt ein Aufspringen der Wandung in einem Querriss, der immer mit jener Grenzlinie zusammenfällt; während nun das obere fingerhutförmige, zarte Membranstück bald in seiner Totalität oder in Stücken abfällt und verschwindet, bleibt das untere noch sehr lange Zeit in Form eines Bechers vorhanden. Im ersteren Falle dagegen zerreisst der obere Theil der Membran der Länge nach in unregelmässige Lappen.

Die weitaus charakteristischste Eigenthümlichkeit ist im Baue des Capillitiums zu suchen. Dasselbe besteht, wie schon aus WIGAND's und DE BARY's Untersuchungen hervorgeht, aus derbwandigen Röhren, welche auf dem Durchschnitt kreisförmig, oder (wie bei *A. ferruginea* SAUTER) stumpfdreieckig erscheinen und überall ungefähr gleichen Durchmesser besitzen. In letzterem Moment liegt ein Merkmal der Unterscheidung von *Lycogala* und der Uebereinstimmung mit *Cornuvia*. Durch die Art ihrer mit reicher Anastomosen-

[1]) Literatur: DE BARY, Mycetozoen, pag. 20 und an anderen Stellen. — WIGAND, Zur Morphologie und Systematik der Gattungen *Trichia* und *Arcyria* (PRINGSH. Jahrb. III). — ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 270. — COOKE, The Myxomycetes of Great Britain, pag. 69.

[2]) Bei *A. digitata* sind nach ROSTAFINSKI mehrere Stiele zu einem Bündel verwachsen.

bildung verbundenen Verzweigung repräsentiren die Capillitien den reinsten Netztypus. Eine Verzweigung nach dem Strauchtypus, wie wir ihn bei *Lycogala* vorfinden, kommt niemals vor. An der Insertionsstelle der Zweige und Anastomosen machen sich ferner keinerlei Anschwellungen bemerkbar. Die Frage, ob das Capillitium in jeder Sporocyste immer nur eine einzige continuirliche Röhre bildet oder aber aus mehreren Röhren entsteht, dürfte im ersteren Sinne zu entscheiden sein, obschon es ab und zu vorkommt, dass, wie DE BARY zuerst für *A. cinerea* zeigte, im Grunde der Frucht noch andere Röhren entstehen, welche aber sehr kurz und unverzweigt bleiben, also rudimentären Charakter behalten. Die Capillitien sind theils nur dem unteren Theile der Sporocyste, theils auch der oberen Seitenwand angeheftet, hier aber gewöhnlich nur an wenigen, dort an vielen Punkten. Sie gehen übrigens oft zwischen die Zellen des Stieles hinein.

In hohem Maasse charakteristisch sind ferner die zierlichen Erhabenheiten, welche die Oberfläche der Capillitiumröhren bedecken. Da sie fast bei jeder Species in ganz besonderer Form und eigenartiger Anordnung auftreten, misst man ihnen von jeher einen besonderen diagnostischen Werth zu. Der Gestalt nach unterscheidet man leistenartige, wärzchenförmige und stachelige Erhabenheiten; die Leisten stellen gewöhnlich Halbringe dar. Bezüglich der Anordnung herrscht meistens eine gewisse Regelmässigkeit. Wo Leisten vorkommen, stehen diese bald isolirt und dann senkrecht zur Längsachse des Fadens gelagert, meistens in spiraliger Richtung (*A. punicea*, PERS.); bald netzförmig verbunden (*A. ferruginea* SAUTER, *A. dictyonema* ROST.). Die Wärzchen (wie sie bei *A. cinerea* BULL. und *Friesii* BERK. und BR. vorkommen) und Stacheln (wie sie für *A. Oerstedtii* ROST. charakteristisch sind) zeigen keine besonders reguläre Anordnung, sind vielmehr zerstreut; nur bei *A. nutans* sind sie in diagonale Bänder geordnet. Mitunter tritt eine Combination zweier Erhabenheitsformen auf; so stehen zwischen den leistenförmigen Halbringen der *A. punicea* oftmals Stacheln oder Wärzchen; so kommen ferner bei den dreiseitigen Röhren der *A. ferruginea* an der einen Seite quergehende Leisten, an den beiden andern ein enges Netzwerk von Leisten vor; während bei *A. dictyonema* Netzleisten und Stacheln so combinirt sind, dass letztere auf den Ecken der Maschen stehen. Bei mehreren Arten (*A. cinerea* BULL. und *A. Friesii* BERK., *A. Oerstedtii* ROST. und *A. punicea* PERS.) tritt der Fall ein, dass gewisse Partien des Capillitiums und zwar die basalen, ganz skulpturlos bleiben[1]).

Die Sporen erscheinen stets kugelig und glatthäutig, für sich betrachtet fast farblos, in Menge beisammen von derselben Farbe wie Capillitium und Fruchtwand.

Was die Pigmentirung der Früchte betrifft, so gehören die Farbstoffe, wie es scheint, ausschliesslich der rothen und gelben Reihe an. Ob die plasmodialen Zustände bei dieser oder jener Art gleichfalls tingirt auftreten, oder ob sie überall, wie bei *A. punicea*, und *A. nutans*, farblos erscheinen, bleibt noch festzustellen.

1. *A. nutans* BULL.[2])

Ausgezeichnet durch schlanke cylindrische 6—8 Millim. lange und 1—1½ Millim. dicke, sehr kurzgestielte nickende Früchtchen von gelber oder gelbbräunlicher Färbung (in der Jugend weiss, wie die Plasmodien).

[1]) Vergleiche betreffs der Skulptur des Capillitiums noch WIGAND, Zur Morphologie und Systematik der Gattungen *Trichia* und *Arcyria* (PRINGSH. Jahrb. III., DE BARY, Mycetozoen, pag. 21, und die Abbildungen in ROSTAFINSKI's Monographie.

[2]) Champ. de la France, tab. 502, fig. III. — ROSTAF., Mongr., pag. 277. — COOKE, Myxom., pag. 72.

2. *A. punicea* Pers.[1])

Cysten eiförmig, deutlich gestielt, anfangs weisslich, dann hellziegelroth, später dunkelziegelroth, rothbraun, nussbraun oder gelbbräunlich, etwa 2—3 Millim. hoch (ohne Stiel), 1—1½ Millim. breit. Plasmodien nach Bulliard's und eigenen Beobachtungen farblos.

3. *A. incarnata* Pers.

Früchtchen eiförmig bis cylindrisch, etwas grösser als bei der vorigen Art, 4—6 Millim. hoch, 1½—2 Millim. dick, deutlich gestielt, aufrecht, fleischroth, rosenroth, purpurroth oder braun, in der Jugend weiss, wie die Plasmodien.

Ueber die Beschaffenheit des Capillitiums dieser 3 Arten siehe den Gattungscharakter.

Gattung 2. *Cornuvia.*[2])

Schon habituell weichen die hierhergehörigen Arten von den übrigen Arcyriaceen darin ab, dass ihre relativ kleinen Sporocysten in wechselnder, meist irregulärer Gestalt, bisweilen auch in Kugelform und häufig in Gestalt von Plasmodiocarpien auftreten, wobei es überdies nie zur Differenzirung eines Stieles kommt. Ferner erscheint die Wandung einfach, dünn, im Gegensatz zu den Arcyrien in allen Theilen gleichartig, unregelmässig oder in einem Querriss aufspringend, wobei meist der grössere Theil abgesprengt wird. In Bezug auf die Capillitienbildung nähert sich die Gattung den übrigen Arcyriaceen insofern, als auch bei ihr ein einheitliches, aus cylindrischen Röhren gebildetes Netz entsteht; sie entfernt sich aber wieder in Rücksicht auf den Umstand, dass die Enden der Röhren (nach Rostafinski) mit der Fruchtwand in keinerlei Verbindung treten. Die bei den verschiedenen Arten wechselnde Skulptur stellt sich bald in Form ringförmiger Leisten (Fig. 22, B), bald von zerstreuten spitzen Stacheln, bald von knotigen Anschwellungen dar. Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich mich der von Wigand und Rostafinski getheilten Anschauung, dass jene Leisten und Anschwellungen Verdickungen darstellen sollten, nicht anschliessen. Mit dem Capillitium theilen die Sporen die Färbung. Letztere zeigen netzförmige oder auch warzige Skulptur, in einem Falle erscheinen sie glatt.

1. *C. serpula* Wigand.[3])

Diese von Wigand näher untersuchte Art bewohnt vorzugsweise oder ausschliesslich Lohe, ist daher in den Lohbeeten der Gärten nicht selten, wird aber ihrer Kleinheit wegen leicht übersehen. Ihre Sporocysten weisen entweder die Gestalt von Halbkugeln auf oder werden lirellenförmig, wurmförmig und bilden selbst förmliche kleine anastomosirende Adersysteme (Plasmodiocarpien Fig. 22, A).

Bei der Reife reisst ihre dünne, schmutziggelbe, goldgelbe oder gelbbraune Haut unregelmässig auf. Vor den übrigen Arten ist die Species insbesondere dadurch ausgezeichnet, dass die zartwandigen gelben, zu einem weitmaschigen Netz vereinigten Capillitiumröhren mit ringförmigen, intensiv gelb gefärbten, unregelmässig vertheilten Ausweitungen der Falten »Ringfalten« geziert sind, wie sie, soweit bekannt, wohl bei keinem andern Mycetozoum vorkommen (Fig. 22, B). Ausserdem bieten die Sporen ein charakteristisches Merkmal in ihrer, manchen *Trichia*-Sporen ähnlichen, netzförmigen Skulptur (Fig. 22, C). Nur sind die Maschen

---

1) Rost., l. c., pag. 268. — Cooke, l. c., pag. 69. — Bull., Champ. tab. 502, fig. I b c.

2) Rostafinski, Monographie, pag. 289.

3) Literatur: Wigand, Zur Morphologie und Systematik der Gattungen *Trichia* und *Arcyria* (Pringsh. Jahrb. III, pag. 3 ff.) unter *Arcyria serpula.* — Rostafinski, Monographie, pag. 289. — Cooke, Myxomycetes of Great Britain, pag. 76.

kleiner und daher zahlreicher. Zwischen dem Capillitium fand WIGAND ausserdem dicke, runde braungelbe, membranumhüllte Körper mit körnigem Inhalt, die etwa 6—7 mal grösser, als die Sporen sind. Sie dürften ohne Zweifel »Secretblasen« darstellen, wie sie von DE BARY und mir für *Didymium complanatum* BATSCH = *D. serpula* FR. und Lycogalen beobachtet wurden.

Gattung 3. *Lycogala*.

Die Repräsentanten dieser Gruppe bewohnen ausschliesslich, wie es scheint, faulendes Holz (Baumstümpfe, alte Balken, Bretter, Pfähle, dichte Anhäufungen von Holzspänen etc.).

Ihre Sporocysten treten nur in Form von Aethalien (Fig. 26, V u. Fig. 51, A) auf (wenigstens hat man nie eine Erzeugung einfacher Früchte oder Plasmodiocarpien beobachtet) und hierin liegt ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal gegenüber den andern Coelonemeen. Ueberdies bieten diese Aethalien eine auffallende Aehnlichkeit mit den Fruchtkörpern gewisser Gastromyceten (Bovisten, Lycoperden) dar. Sie sind mit dicker, derber Rinde umkleidet, die in einzelnen Lagen oder auch in ihrer ganzen Dicke entfernt gewebsartige Struktur annehmen kann, insofern sie oft dichtgedrängte »zellartige« Elemente (Fig. 23, B), bisweilen auch Capillitiumfasern einschliesst. Doch haben jene »Zellen« nur dieselbe Bedeutung, wie die mit zarter Haut umhüllten, gelb oder fleischroth bis braun gefärbten, rundlichen Körper von sehr wechselnder Grösse, welche ich häufig isolirt oder zu mehreren bis vielen gehäuft zwischen den Capillitiumfäden der Lycogalen auffand: es sind pigmentirte, aus körnigen Massen bestehende Ausscheidungen, die im Beginn der Fruchtbildung aus dem Plasmakörper ausgestossen und — wie das bei solchen Ausscheidungen in der Regel geschieht — mit zarter Haut von erstarrendem Hyaloplasma umhüllt wurden (Excretblasen Fig. 23, Ai). Der Umstand, dass diese Bildungen an der Peripherie des Fruchtkörpers der Lycogalen in grösserer Menge gebildet werden, befindet sich in vollkommener Uebereinstimmung mit der Thatsache, dass auch sonst bei höheren Mycetozoen Excrete, wie Kalk, Pigmente, körnige Reste unverdauter Nahrung, in grösserer oder geringerer Menge abgeschieden und in die äussere Hülle eingelagert werden, diese verstärkend. Der Einschluss von Capillitiumfasern in der Rinde erklärt sich wohl aus der Annahme, dass am jungen Fruchtkörper die äusserste Schicht des peripherischen Hyaloplasmas und die peripherischen Enden der zur Capillitiumbildung bestimmten Hyaloplasmastränge zuerst erstarrten und dann erst weitere Schichten von erstarrendem peripherischen Hyaloplasma auf und zwischen den Enden der Capillitiumfasern gelagert wurden. Von oben betrachtet erscheint die Fruchtwand zusammengesetzt aus zahllosen, winzigen, polygonalen, nach Art eines Schildkröten-Panzers zusammengefügten derben Schilderchen oder Platten. Bei der Reife erfolgt das Aufreissen der Rinde zwar unregelmässig, vom Pole der Frucht aus beginnend, aber die Risse scheinen (bei *L. flavo-fuscum* bestimmt) stets der Grenze der Schilderchen entsprechend zu verlaufen[1]).

Das Capillitium erscheint von kolossaler Entwicklung, einen dichten, die ganze Frucht ausfüllenden Filz darstellend und dadurch wiederum an die Gastro-

[1]) Häufig findet man die reifen Früchte mit ziemlich kreisförmigen Mündungen versehen. Doch sind dies Kunstprodukte, hervorgebracht durch ein Ichneumonartiges Insekt, dessen Larve im Innern der Frucht lebt und sich von Sporen nährt. Solche Früchte scheint FRIES als *L. plumbeum* beschrieben zu haben.

myceten erinnernd. Seine Fäden zeichnen sich durch sehr reiche, übrigens sehr unregelmässige, im Ganzen strauchartige Verzweigung aus, welche vielfach von Anastomosenbildung begleitet ist. Dabei reichen sie von der Basis der Frucht bis zur Wandung derselben, der sie an sehr zahlreichen Stellen angewachsen sind, während manche Aeste frei im Fruchtinnern endigen, und tragen den Charakter dünnwandiger, scheidewandloser Schläuche. An den Hauptstämmen ziemlich weitlumig, bieten sie an den Aesten höherer Ordnung nur geringen Durchmesser dar (Fig. 23, A). Von besonderer Eigenart ist auch die Skulptur der Capillitien-Schläuche. Sie erscheint in Form von blasen-, falten- oder runzelartigen Erhabenheiten, welche meist wechselnde, unregelmässige Gestalt und Stellung zeigen (Fig. 51, D). Entgegen der bisherigen Ansicht tragen sie keineswegs den Charakter solider Verdickungen, sondern den von Auftreibungen, von »getriebener Arbeit.« An dünneren Zweigen einfach, meist quer zur Längsachse gestellt, mehr oder minder parallel gelagert oder spiralig geordnet, treten sie an weiteren Stellen der Capillitien verzweigt und in der verschiedensten Form und Lagerung zur Längsachse auf, durch weitgehende Anastomosirung nicht selten förmliche Netze bildend. Besonders plastisch tritt diese Skulptur hervor, wenn die Schläuche mit Luft erfüllt sind. Bezüglich der Färbung stimmen die Capillitien stets mit den hellbraunen Sporen überein, welche letztere sich von sehr geringer Grösse und an ihrer Aussenseite mit minutiösen Wärzchen oder Stacheln besetzt präsentiren.

1. *Lycogala flavo-fuscum* EHRENBERG.[1])

Die relativ mächtigen (in den von mir beobachteten Fällen 2½—4 Centim. hohen, 2—3 Centim. dicken) Fruchtkörper dieser seltenen, an abgestorbenen Baumstämmen (z. B. Pappeln) auftretenden Art sind entweder halbkugelig oder meistens birnförmig und wenn sie an geneigten Substraten (z. B. auf der Rinde schräg stehender Baumstämme) vorkommen, in schief aufrechter Stellung befindlich. An ihrer Basis, nach dem Stammgrunde zu gerichtet, ist gewöhnlich ein breiter, kragenartiger, dem Substrat dicht angeschmiegter Hautsaum *(Hypothallus)* vorhanden, der im Gegensatz zu der hellbraunen, bisweilen namentlich an der Basalgegend silberig angehauchten Fruchtwand weissliche, mit einem Stich ins Gelbliche bis Röthliche gehende Färbung zeigt.

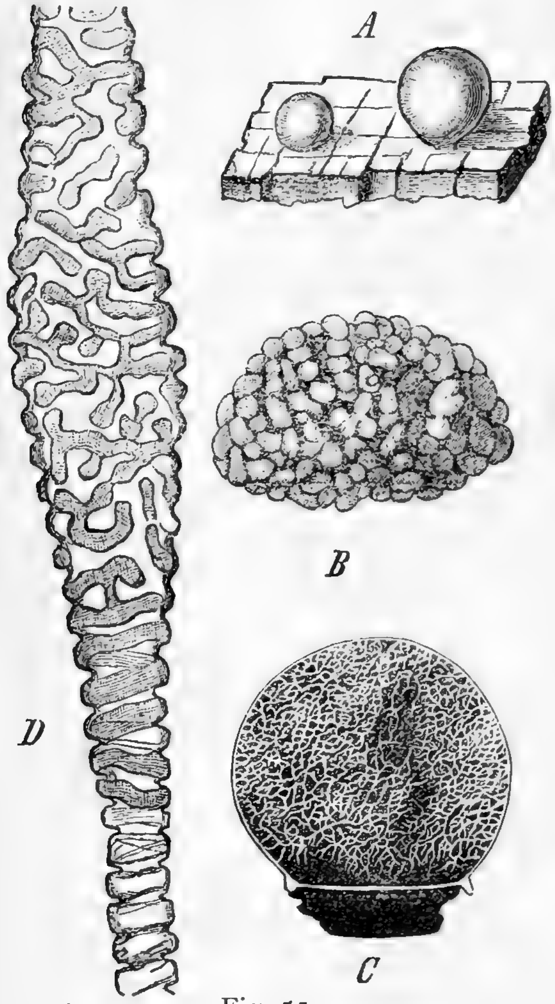
Bezüglich der Haut des Fruchtkörpers ist als wesentlicher Unterschied von der folgenden Art hervorzuheben der Umstand, dass in das erstarrte Hyaloplasma, aus dem sie besteht, in grosser Menge Excretblasen eingelagert sind, von denen die der mittleren Lagen meist gerundet bleiben, die an der Innen- und Aussenfläche liegenden aber in radialer Richtung mehr oder minder zusammengedrückt erscheinen (Fig. 23, B u. Erkl.). Sie enthalten ein gelbes bis braunes Pigment. Bisweilen bleibt eine etwa in der Mitte gelegene Schicht der Haut frei von solchen Einlagerungen. Enden der Capillitium-Schläuche — im Gegensatz zu *L. epidendrum* — niemals in die Haut eingeschlossen. Die Schilderbildung der Fruchtwand ist hier besonders deutlich ausgeprägt, so dass man durch Druck dieselben isoliren kann. An dem Capillitium tritt die oben erwähnte Skulptur nicht in so prägnanter Form hervor, wie bei der nächsten Art. Ueberdies zeigt die Membran feine Punkte in dichter Stellung, namentlich an den Endzweigen.

---

[1]) Literatur: EHRENBERG, *Silvae mycologicae*, pag. 27 (unter *Diphtherium flavo-fuscum*). — FRIES, *Systema mycologicum* III, pag. 88 (unter *Reticularia*). — ROSTAFINSKI, Monographie der Schleimpilze, pag. 288. — COOKE, Myxomycetes of Great Britain, pag. 76.

2. *Lycogala epidendrum* BUXBAUM.[1])

Der Charakter dieser, von DE BARY genauer studirten, überall häufigen Art ist im Wesentlichen Folgender: Die das Innere der zersetzten Holzzellen und deren Zwischenräume oder den Raum zwischen Rinde und Holz fauler Baumstämme durchsetzenden Plasmodien sind sehr klein, mit blossem Auge nicht erkennbar, unregelmässig cylindrisch, oft varikös, blass rosa und erst dann in die Erscheinung tretend, wenn sie sich zum Zweck der Fructification in rosenrothen, schnellwachsenden Schleimtröpfchen, sammeln und zum jungen Aethalium verflechten. Härtet man dieselbe durch Alkohol und macht dann Schnitte, so kann man sich leicht überzeugen, dass sie in der That ein engmaschiges Geflecht von unregelmässig dicken, nach allen Seiten hin anastomosirenden Strängen repräsentiren (Fig. 51, B). Auch die jungen Fruchtträger besitzen das rosenrothe Pigment, später aber wird dasselbe in ein mattes, oft röthlich oder violett angehauchtes Gelbbraun oder Graubraun übergeführt. Von Erbsen bis Haselnussgrösse zeigen sie Halbkugel, oder Kugelform oder werden bei dichter Lagerung durch gegenseitigen Druck stumpfeckig. In ihrer äusseren Erscheinung finden sich lebhafte Anklänge an kleine Bovistarten (Fig. 51, A). Die papierartige, derbe Hülle besteht aus erstarrtem Hyaloplasma, und zeigt im peripherischen Theile mit anfangs fleischrother, zuletzt schmutzig brauner, körniger Masse erfüllte Excretblasen, während im mittleren Theile Faden der Capillitiumschläuche eingelagert sind, welche in dieser Region eine eigenthümliche Wandstruktur zeigen, insofern sie bestehen aus einer dicken, gallertartigen Aussen- und einer dünnen mit buckel- oder bläschenförmigen Auftreibungen[2]) versehenen Innenwand. Zu innerst sieht man sodann von der Fruchthülle eine von Einlagerungen freie Schicht erstarrten, gebräunten und geschichteten Hyaloplasma's, von der auch die das der Mittelschicht durchtretenden Capillitiumschläuche meist eine Strecke weit überwallt werden. Die im Innern der reifen Frucht befindlichen Capillitiumschläuche zeigen dem oben gegebenen Genus-Charakter entsprechende Beschaffen-



(B. 498.) Fig. 51.

Lycogala epidendrum. A Ein Holzstückchen mit 2 reifen Fruchtkörpern (nat. Grösse). B Ein junger Fruchtkörper, in Alkohol erhärtet, von aussen gesehen (10 fach; nach DE BARY). C Verticalschnitt durch einen reifen Fruchtkörper, in welchem durch Entfernung der Sporen das Capillitium freigelegt ist (ca. 10 fach; nach DE BARY). D Stück einer Capillitiumröhre mit ihrer eigenthümlichen Faltenbildung (ca. 600 fach).

[1]) Literatur: DE BARY, Mycetozoen, pag. 30, 35 etc. Taf. VI (sehr gute Abbildungen). — ROSTAFINSKI, Monographie der Schleimpilze, pag. 285 (sehr gute Abbildungen). — COOKE, The Myxomycetes of Great Britain, pag. 75.

[2]) DE BARY, l. c., bezeichnete sie als Tüpfel- oder Netzverdickung.

heit, also Dünnwandigkeit, und die eigenthümliche Buckel- oder Faltenbildung und zwar in ausgesprochenster Weise (Fig. 51, D).

Familie 3. Perichaenaceen.[1])

Unter diesem Namen lassen sich die Genera *Perichaena* und *Lachnobolus* zu einer kleinen Gruppe zusammenfassen, die sich durch folgende Momente charakterisirt: Die Sporocysten sind meist einfach, sitzend, seltener kurz gestielt, halbkugelig oder kugelig; doch treten sie unter Umständen auch als Plasmodiocarpien auf. Ihre Hülle ist entweder einfach oder aber doppelt, und dann von einer inneren zarten, farb- und kalklosen und einer äusseren dicken, mit gelben bis dunkelbraunen körnigen Einlagerungen versehenen Hautschicht gebildet, die bisweilen sogar eine Incrustation von Kalk in Form unregelmässiger, dicht an einander gefügter Körner erleidet. Die Capillitien stellen sehr dünnwandige, schwefelgelbe oder gelbbräunliche Röhren dar, welche gewöhnlich an den verschiedensten Stellen unregelmässige Erweiterungen bilden und in mehr oder minder ausgesprochener Weise feinwarzige Skulptur tragen, niemals aber spiralige oder ringförmige Leisten besitzen. Ausserdem stehen sie mit der Wandung in Verbindung. Ihre Zweige anastomosiren theils, theils scheinen sie frei zu endigen. Im Vergleich zu den Arcyrien tritt die Capillitiumbildung im Allgemeinen zurück, sie ist bisweilen nur andeutungsweise vorhanden, ja bei einer Art wurde sie von mir häufig ganz vermisst. Am entwickelsten zeigte sie sich noch bei *Lachnobolus* wo sie stets auch ein einziges zusammenhängendes System darstellt, was allem Anschein nach bei den Perichaenen nicht der Fall; hier scheinen einige getrennte, verkümmerte Systeme vorhanden zu sein. An den Sporen, unter denen nicht selten monströse Formen vorkommen, beobachtet man die für die Capillitien erwähnte Wärzchenskulptur, wenn sie auch hier am schwächsten ausgeprägt erscheint und leicht übersehen wird.[2]) Die Sporenfärbung entspricht dem Colorit der Capillitien.

Gattung 1. *Perichaena* FRIES.

Die stets sitzenden, kugeligen, halbkugeligen oder tafelförmigen, bei dichter Lagerung durch gegenseitigen Druck eckigen mitunter plasmodiocarpen Sporocysten, äusserlich gewissen stiellosen Trichien ähnlich, besitzen gewöhnlich eine derbe doppelte Haut, deren derbe äussere Lage aus gefärbten, körnigen Elementen besteht und häufig zugleich mit Kalkkörnern incrustirt ist, deren innere aber hyalin und zart erscheint.[3]) Das Aufspringen erfolgt in einem Querriss, durch den ein deckelartiger Theil abgesprengt wird oder in unregelmässiger Weise. Der Contour der schwefelgelben, in der Regel hie und da mit Auftreibungen von verschiedenem Durchmesser ausgestatteten, mit feinen Wärzchen bedeckten Capillitiumfäden hat etwas Eckiges. Die Bildung dieser Fäden kann theilweis oder gänzlich unterbleiben.

Als gewöhnlichste Art mag angeführt werden: *Perichaena corticalis* BATSCH = *Licea pannorum* CIENKOWSKI.

---

[1]) Literatur: ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 281 u. 292. — COOKE, The Myxomycetes of Great Britain. — CIENKOWSKI, Das Plasmodium (PRINGSH. Jahrb. III, pag. 407.). — DE BARY, Mycetozoen, pag. 20.

[2]) Sie kommt auch bei *Perichaena corticalis* vor, obwohl ROSTAFINSKI die Angabe macht, die Sporen seien glatt.

[3]) Bisweilen sieht man die äussere braune Schicht der Wandung abspringen von der innern, die dann als ein glasartiges schön irisirendes, runzeliges Häutchen stehen bleibt.

Man findet sie auf allen möglichen todten Pflanzentheilen, besonders häufig aber auf Baumrinden (*Populus*, *Quercus* etc.); selbst auf Mist kommt sie nach meinen Beobachtungen vor (Hasenkoth z. B.).

Ihre Entwicklungsgeschichte ist von CIENKOWSKI genauer untersucht worden. Die Sporocysten stellen ockergelbe oder gelbbraune bis glänzend kastanienbraune oder stumpf-schwarzbraune, bei Kalkauflagerung graue bis weisse winzige 0,3—1 Millim. oder darüber messende, halbkugelige, bisquitförmige oder unregelmässige Körperchen dar mit der bekannten Wand- und Capillitienstruktur.[1]) Meist treten die Capillitiumfasern nur in spärlicher Entwicklung, mitunter überhaupt nicht auf. Ihre Sporen zeigen feinwarzige Haut und wechselnden Durchmesser (9—12—16 μ). Abnorm grosse Sporen sind nicht selten. In Bezug auf die vegetativen Zustände treten keine Besonderheiten hervor. Die Plasmodien sind farblos und von bekannter Configuration. Dagegen tritt eine dreifache Hypnocystenbildung auf: Microcysten, Macrocysten und Sclerotien. Erstere entstehen aus Schwärmern, sind etwas kleiner als die Sporen, kugelig und farblos. Lässt man sie mehrere Tage austrocknen und benetzt sie dann mit Wasser, so keimen sie schon nach wenigen Stunden wieder mit je einer Schwärmerspore aus. Die Macrocysten (derbwandige Cysten CIENKOWSKI's Fig. 36, F—H) entwickeln sich aus Plasmodien, ein Vorgang, der sich selbst auf dem Objectträger verfolgen lässt. Das Plasmodium zerfällt durch Zerreissen seiner Plasmastränge in Schleimklümpchen von verschiedener Grösse. Diese ziehen ihre Pseudopodien ein und ihr peripherisches Hyaloplasma erhärtet zu einer vielfach gefalteten, sich bräunenden Membran, von der sich der Inhalt etwas zurückzieht. Dann wird letzterer grobkörnig, rundet sich zur Kugel und erhält nochmals eine dicke Membran. Diese Cysten erreichen bald die Grösse einer ganzen Perichaenafrucht, bald übertreffen sie an Grösse kaum eine Spore. Dabei kommen sie isolirt oder zu Haufen vereinigt vor. Nach dem Austrocknen und darauf folgender Benetzung mit Wasser keimen sie zu Plasmodien aus. Die Anzeichen der Keimung äussern sich darin, dass die Umrisse des Inhalts amoeboïde Veränderung zeigen, worauf eine merkliche Anschwellung des letzteren erfolgt, die zur Erweiterung der Hüllmembran führt. Sodann bricht der Inhalt durch die innere und äussere Membran an einer engbegrenzten Stelle durch. Auch der Sclerotienzustand wurde von CIENKOWSKI nachgewiesen. Bei langsamem Austrocknen zerfällt das Plasmodium unter den Augen des Beobachters rasch in eine Unzahl von Kugeln verschiedenster Grösse, die dann eine Cellulosemembran abscheiden. Da wo die Zellen in Haufen beisammen liegen, werden sie durch gegenseitigen Druck eckig, polyedrisch. Aufgeweicht gehen diese Sclerotiumzellen in den Amoebenzustand über, wobei die Membran nicht abgestreift, sondern verflüssigt wird. Die Amoeben verschmelzen sodann zum Plasmodium.

Gattung 2. *Lachnobolus* FRIES.[1])

Die Früchte, gewöhnlich Kugelform zeigend, kommen bald mit, bald ohne Stiel vor und springen unregelmässig auf. Ihre Membran erscheint einfach, dünn, mit eigenthümlicher Skulptur in Form sehr dicht gestellter Punkte und kurzen Strichelchen, die indessen nicht etwa Kalkablagerungen darstellen; letztere fehlen überhaupt gänzlich. Dem Capillitium kommt ein durchaus perichaenenartiger Charakter zu, nur ist er ein meist ausgesprochenerer, sowohl was die Wärzchenskulptur und die unregelmässigen Erweiterungen, als auch was die Anastomosenbildung anlangt. Die Farbe des Capillitiums zeigt sich von den Perichaenen insofern etwas verschieden, als sie anstatt des lebhaften Gelb mehr gelbbräunlichen Ton annimmt, wie ihn auch die Sporenmasse zeigt.

Es ist nicht zu verkennen, dass *Lachnobolus* eine Grenzstellung zwischen *Perichaena* und *Arcyria* einnimmt, doch steht er jedenfalls nach den angeführten Kennzeichen mehr zu der ersteren, als zu der letzteren Gattung in verwandtschaftlicher Beziehung, und daher ziehe ich ihn, abweichend von ROSTAFINSKI der ihn zu den Arcyriaceen stellte, zu den Perichaenaceen.

---

[1]) Literatur: ROSTAFINSKI, Monographie der Mycetozoen, pag. 281. — COOKE, Myxomycetes of Great Britain, pag. 74.

Als bekanntester Repräsentant ist der auf todtem Holz nicht seltene *Lachnobolus circinans* FRIES anzuführen.

Fam. 4. Liceaceen[1]).

Unter den Merkmalen dieser Familie ist in den Vordergrund zu stellen die in gänzlicher Abwesenheit jeglicher Capillitienbildung ausgesprochene Einfachheit, wodurch die Gruppe sich gewissen Perichaenaceen nähert. Es ist hohe Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass die Liceaceen einmal mit Capillitiumbildung begabt waren und dass diese Organe im Laufe der Zeit eine Reduction erfuhren, die bis zum Schwinden führte. Diese Annahme findet eine Stütze in der bereits angedeuteten Thatsache, dass sich bei gewissen Perichaenen öfters Reductionen des Capillitiums einstellen, ja dessen Bildung häufig gänzlich unterbleibt.

Die Früchte der Liceaceen erscheinen bald als Plasmodiocarpien *(Licea)*, bald als Aethalien *(Tubulina, Lindbladia)* und stehen in der Regel auf einem stark entwickelten Hypothallus. Die Form der Aethalien ist bei *Lindbladia* und *Tubulina* insofern eine eigenthümliche, als sie Aggregate von cylindrischen, nach Art der Zellen einer Bienenwabe angeordneten, durch gegenseitigen Druck prismatisch werdenden, mit den Wandungen mehr oder minder fest zusammengewachsenen Sporocysten darstellen (Fig. 26, I—IV); dabei unterbleibt die Bildung einer gemeinsamen Hülle des Aethaliums; und die Früchte werden nur von ihrer eigenen einfachen dünnen Membran umhüllt, während sie bei *Licea* dicker ist. Bei einem Repräsentanten *(Tubulina stipitata)* findet man nach ROSTAFINSKI das Aethalium eigenthümlicherweise einem stielartigen, netzartige Struktur zeigenden Podium aufgesetzt (Fig. 12, V). Kalkeinlagerungen und Löcherbildungen fehlen. Die Färbung der Sporocysten, im Ganzen mit der der Sporen übereinstimmend, ist heller oder dunkler nussbraun[2]). Ueber die Entwicklungsgeschichte der Liceaceen fehlen noch Untersuchungen.

Gattung 1. *Licea* SCHRADER.

In dieser Gattung treten die Früchte in Form von sehr verschieden gestalteten Plasmodiocarpien auf, mit Wegfall eines Hypothallus. An der Wandung lässt sich eine innere, zartere, durchsichtige und eine äussere, derbere und undurchsichtige Schicht unterscheiden. Das Aufspringen erfolgt unregelmässig.

Die an faulenden Stümpfen von Kiefern und an Balken vorkommende, ziemlich seltene *L. flexuosa* PERS.[3]) besitzt niedergedrückte ein — mehrere Millim. lange vielgestaltige, meist wurmförmige, gebogene oder unregelmässig und kurz verzweigte Plasmodiocarpien, deren Membran von brauner bis braunschwärzlicher Färbung erscheint und in eine äussere, dicke braune mit körnigem Gefüge und

---

1) Literatur: DE BARY, Mycetozoen, pag. 18. — ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 218. — COOKE, Myxomycetes, pag. 54.

2) Oft fand ich bei *Tubulina* sowohl als bei *Lindbladia* die oberen Enden der Früchtchen von glänzend schwarzer Färbung, mitunter die ganze Oberfläche des Aethaliums als schwarze glänzende Kruste vor. Es sind dies abnorme Zustände, die dadurch entstanden, dass die im Beginn der Fruchtbildung stehende Plasmamasse an den oberflächlichen Theilen zu starke Austrocknung erfuhr und daher zu frühzeitig erstarrte.

3) DE BARY, Mycetozoen, pag. 19. — ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 218. — COOKE, Myxomycetes, pag. 54.

nach aussen vorspringende Buckeln versehene, und eine innere strukturlose, hellbraune Schicht differenzirt ist. Die Früchtchen enthalten relativ sehr grosse (12—14 mikr. messende) glatte olivenbräunliche feinwarzige Sporen.

Gattung 2. *Tubulina* Persoon.

Die Früchte der Tubulinen stellen zierliche Röhrchen dar, die zu kuchenförmigen oder bienenwabenartigen Aethalien vereinigt auftreten (Fig. 26, I—IV), einem deutlichen Hypothallus oder (wie bei *T. stipitata* Rost.) einem stielartigen Podium aufsitzend (Fig. 12, V h). Durch gegenseitigen Druck nehmen die mittleren prismatische Gestalt an, während die peripherischen meist cylindrisch oder auch wurstförmig gekrümmt erscheinen. Die Sporocystenhaut ist dünn, häufig schön irisirend und zerreist im oberen Theile unregelmässig. Eine gemeinsame Berindung fehlt.

1. *Tubulina cylindrica* Bull.[1])

Zu ihrem Wohnsitz wählt diese ziemlich gemeine Art faulendes Holz, insbesondere Stümpfe der Kiefern und Eichen, kriecht aber von hier aus häufig auf benachbarte Moose, Kiefernadeln etc. über. Ihr plasmodialer Zustand zeigt anfangs weissliche, später, wenn er sich zur Fructification anschickt, fleischrothe oder schön gelbrothe Färbung, welche während der Ausbildung der Fruchtlager ins schmutzig Hellbraune bis schmutzig Braune (Umbrabraune, oft mit einem Anfluge von Violett) übergeht. Die 2—5 Millim. hohen, schmale Cylinder oder Keulen darstellenden Früchtchen stehen dicht zusammengedrängt vertical auf dem häutigen Hypothallus, kuchen- oder bienenwabenartige Aethalien bildend, die zunächst gewöhnlich flach sind, später aber in Folge der Austrocknung und dadurch bedingten Zusammenziehung und Wölbung des Hypothallus eine convexe, oft halbkugelige Oberfläche zeigen. Letztere Formen erinnern an eine Erdbeere und wurden daher früher als *T. fragiformis* unterschieden.

Bezüglich des Durchmessers der Aethalien und der Zahl ihrer Früchtchen variirt die Art sehr. Die kleinsten messen etwa $\frac{1}{2}$, die grössten etwa bis 5 Centimeter und bestehen dann aus Tausenden von Einzelfrüchtchen. Letztere sind nicht so fest zusammen gewachsen, dass sie sich nicht im feuchten Zustande unversehrt trennen liessen. Ihre Wandung besteht aus einer sehr dünnen, strukturlosen Haut, die sich hie und da abblättert. An dem polaren Theile derselben bemerkt man häufig eine abnorme Verdickung und eine diese begleitende Schwärzung, die wahrscheinlich in Folge zu schnellen Austrocknens der jungen Aethalien an der Oberfläche entsteht. In den Sporocysten bilden sich in Menge hell nussfarbige bis umbrabräunliche winzige Sporen mit Wärzchenskulptur.

Gattung 3. *Lindbladia* Fries.[2])

Von der vorigen Gattung weicht sie nur darin ab, dass ihre Aethalien aus inniger verwachsenen und gewöhnlich irregular-polygonalen Sporocysten bestehen, und dabei grösseren Durchmesser erlangen. Ihre Sporen sind glatt, von ocherbrauner bis umbrabrauner Färbung und frei von Skulptur.

---

[1]) Literatur: Batsch, *Elenchus fungorum*, Fig. 175, unter *Stemonitis ferruginosa*. — Nees, System d. Pilze und Schwämme, pag. 107, Fig. 102, unter *Licea fragiformis*. — Fries, Systema mycol. III, pag. 195 und 196, unter *Tubulina cylindrica* und *fragiformis*. — de Bary, Mycetozoen, pag. 19. — Rostafinski, Monographie, pag. 220. — Cooke, Myxomycetes of Gr. Britain, pag. 54.

[2]) Fries, Summa vegetab. Scand, pag. 449.

Der einzige Repräsentant ist *L. effusa* EHRB.[1]), die an denselben Localitäten vorkommt, wie *Tubulina cylindrica.*

Gattung 3. *Tubulifera* ZOPF.

Bildet wie *Tubulina* und *Lindbladia* Aethalien, doch sind ihre röhrenförmigen Einzelfrüchtchen sehr unregelmässig zusammengelagert, förmlich durcheinander geflochten; überdies erscheint der Fruchtcomplex nicht nackt, sondern mit einer besonderen, derben, aus Schilderchen zusammengesetzten, rindenartigen Membran umgeben, die unregelmässig aufspringt.

1. *T. umbrina* Z.

Aethalien flach oder gewölbt-polsterförmig. Die von mir gefundenen Exemplare waren 1—4 Centim. breit und 2—5 Millim. hoch, ihre Früchtchen dicht durcheinander gewirrt, mit blossem Auge kaum stellenweis unterscheidbar. Membran der Früchtchen zart, nach der Sporenentleerung theilweise obliterirend, so dass schliesslich nur noch ein vielmaschiges, dichtes Netz zurückbleibt. Die relativ dicke, aus kleinen, eckigen Schilderchen zusammengefügte Membran ist hellbraun bis dunkelgrau-bräunlich gefärbt. Mikroscopisch zeigt sie sich zusammengesetzt aus kleinen, zellartigen, unregelmässig-polyedrischen Bildungen, die in den äusseren Schichten farblos, in den inneren gelbbräunlich erscheinen und etwa den Durchmesser der Sporen besitzen. Letztere in Menge nuss- oder umbrabraun, stellen feinwarzige Kugeln von etwa 8—9 mikr. Durchmesser dar.

Gruppe III. Exosporeen ROSTAF.

Wie aus den schönen Untersuchungen FAMINTZIN's und WORONIN's über *Ceratium* hervorgeht[2]) bilden die Exosporeen eine höchst eigenthümliche, von den Sorophoreen sowohl, als den Endosporeen in sehr wesentlichen Punkten abweichende Gruppe.

Zunächst sei hervorgehoben die Thatsache, dass die Sporen nicht, wie bei den Endosporeen, bei der Keimung direkt Schwärmsporen entwickeln, sondern zunächst je eine Amoebe (Fig. 4, VI a) entlassen; erst durch deren weitere wiederholte Theilung werden Schwärmer erzeugt (Fig. 4, VI a—i) und hierin liegt zugleich eine beachtenswerthe Abweichung von den die Schwärmerform gänzlich entbehrenden Sorophoreen. In der Folge gehen die Schwärmer wieder in Amoeben über, die schliesslich Fusionsplasmodien bilden[3]) und hierin nähern sich die Exosporeen den Endosporeen. Im Laufe der weiteren Entwicklung aber, in der Fructificationsperiode, tritt noch ein wesentlicher Unterschied hervor: das zum Zweck der Fructification sich accumulirende Plasma erhebt sich nämlich in Form von Säulchen (Fig. 33) oder anastomosirenden Platten, deren peripherische Hyaloplasmaschicht zu einer Membran erstarrt. Innerhalb derselben kriecht das körnige Plasma in Netzform in die Höhe (Fig. 34, a), bildet einen wandständigen Belag und zerklüftet sich in Zellen (Fig. 34, b). Jede derselben bildet nun nach aussen zu eine Ausstülpung, die sich unter Abscheidung einer zarten Membran verlängert und verschmälert und schliesslich eine gestielte Kugel darstellt (Fig. 34, b), in die alles Plasma einwandert und die sich endlich nach Annahme ellipsoïdischer Form und Abscheidung einer allseitig derben

---

[1]) ROSTAFINSKI, Monogr. pag. 223. — COOKE, Myxomycetes. pag. 55.

[2]) Ueber zwei neue Formen von Schleimpilzen. Mém. de l'acad. imp. de St. Pétersbourg. ser. 7. tom. XX. 1873. — Bot. Zeit. 1872, No. 34.

[3]) Es ist dies zwar noch nicht genauer erwiesen, aber nach dem ganzen Charakter des Plasmods wohl zweifellos.

Membran vom Stiel abgliedert. So kommt also eine exogene Sporenbildung, eine Art von Conidienbildung zu Stande und in diesem Umstande haben wir den Hauptunterschied gegenüber den Endosporeen sowohl, als den Sorophoreen zu suchen. Das System von Säulchen resp. Platten, das in seiner äusseren Gestalt entfernt an die Hymenien gewisser Hymenomyceten erinnert, stellt bei jenem Sporenbildungs-Prozesse ein vollständig entleertes System von Häuten dar, das morphologisch etwa den Werth des Hypothallus der Endosporeen hat. Die einzige Gattung *Ceratium* umfasst die folgenden von FAMINTZIN und WORONIN genauer untersuchten beiden Arten.

1. *C. hydnoïdes* ALB. und SCHW.[1])

Die Fructification wird repräsentirt durch kleine, wenige Millimeter bis 1 Decim. hohe, zierliche Säulchen, die einfach oder dichotomirt erscheinen und bald vereinzelt stehen, bald bis zu Hunderten rasenartig vereinigt einer gemeinschaftlichen Basis aufsitzen. Ihre weisse Farbe geht bisweilen ins Gelbbraune oder Rosenröthliche über. Die Säulchen, aus einer erstarrten Hyaloplasmahaut gebildet, zeigen zahlreiche, stachelartige und daher entfernt an ein Hydnum erinnernde, Sporen tragende Ausstülpungen.

2. *C. porioïdes* FRIES.[2])

Aus dem mit einem gelben Farbstoff tingirten Plasmodium geht ein Fructificationsapparat hervor, der bienenwabenartige Configuration zeigt, und dadurch entfernt an ein *Polyporus*-Hymenium erinnert. Die Wände der Waben besitzen am oberen Rande zahnartige, nach oben gerichtete Vorsprünge und siennagelbe Färbung. Sie sind wie bei voriger Art bedeckt mit zahlreichen Sporen tragenden Stielen.

---

[1]) Conspectus fungorum, 1805, pag. 358.

[2]) Syst. myc. III, pag. 295. — FAMINTZIN u. WORONIN, l. c., pag. 5.

Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen.

Von

Prof. Dr. **Oscar Drude.**

Einleitung.

Im ersten Bande dieses Handbuchs der Botanik ist (pag. 572) in der Einleitung zu der Morphologie der Phanerogamen auf die hier folgende systematische Abhandlung über dieselben drei höchsten Pflanzengruppen hingewiesen, da beide Abhandlungen in den innigsten Wechselbeziehungen stehen sollten. Während dort die Regeln für die Gliederung des hochentwickelten Pflanzenkörpers, für die Sprossfolge und die Umbildung zum Zweck der sexuellen Reproduction mit der Absicht möglichster Verallgemeinerung abgeleitet wurden, sollen hier die Verschiedenheiten jener Gliederung in denselben Pflanzen zur Feststellung des Verwandtschaftsgrades benutzt werden; wenn man aber die Abstufungen der Verwandtschaft in bestimmte äussere Formen einkleidet, erhält man als Resultat dieser Untersuchungen ein bestimmtes Pflanzensystem. In der Morphologie der Phanerogamen sind die abgeleiteten Begriffe erklärt und benannt, welche die Systematik als Prüfstein für den Grad der Verwandtschaft benutzt; daraus geht von selbst hervor, in welcher gegenseitigen Abhängigkeit jene und diese Abhandlung hinsichtlich ihres Arbeitsstoffes stehen. Die wissenschaftliche Morphologie selbst, und also zugleich ihre Verwendung zu den Zwecken der Systematik, hat inzwischen in diesem Handbuche selbst ihre wesentlichste Ergänzung erfahren durch Ausfüllung jener (pag. 572 genannten) Lücke hinsichtlich der Entwickelungsgeschichte, welche Professor Göbel (in Band III, Theil 1, pag. 99—432) bearbeitet hat.

Hinsichtlich der Darstellung war in allen Theilen dieses Handbuches das Princip der Schilderung in zusammenhängender Form maassgebend, welches ich auch für den systematischen Theil möglichst innezuhalten für nöthig hielt. Es wurde deshalb von Anfang an davon abgesehen, hier eine ausführliche Systematik der Blüthenpflanzen zu redigiren, in welcher ihre Klassen und Ordnungen in jener gleichmässigen Weise charakterisirt würden, wie es mehr oder weniger glücklich die verschiedenen systematischen Lehrbücher thun. Denn wenn darin viel Eigenartiges geboten werden sollte, hätte der Umfang dieser Abhandlung in Text und Abbildungszahl etwa auf die Höhe von Maout et Decaisne's »Traité général de Botanique descriptive et analytique« mit 766 Quartseiten gebracht werden müssen, wie es nicht in der Absicht des Herausgebers lag. In dem gedrängten Raum

einer Abhandlung dieses Handbuches sollte aber auch nicht eine unnöthige Concurrenz mit den durch ihre Kürze nützlichen Darstellungen des Systems der Blüthenpflanzen erstrebt werden, welche die gegenwärtige Literatur besitzt, und von denen EICHLER's »Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik« (3. Aufl. 1883) die conciseste, WARMING's »Haandbog i den systematiske Botanik« (2. Aufl. 1884)[1]) die reichhaltigste ist; zwischen beiden stehen dann noch die systematischen Abschnitte der bei uns gebräuchlichen allgemeinen Lehrbücher, wie von PRANTL, LUERSSEN und WIESNER, so dass zu einer ähnlichen Darstellung, wie sie der Rahmen der genannten Werke bietet, augenblicklich keine Veranlassung vorliegt und auf das eine oder andere derselben sogleich hier als zur Ergänzung dienend hingewiesen werden mag[2]).

Wenn unter diesen Umständen der Inhalt vorliegender Abhandlung von vornherein besonders auf die Behandlung der allgemeinen Fragen und Darstellung der Haugtgruppen verwiesen wurde, so wurde noch der Umstand, dass der Herausgeber dieses Handbuches nach GRISEBACH's im Jahre 1879 erfolgten Tode auch die Bearbeitung der Pflanzengeographie — welche ja abgesehen von der Flora der Oceane in erster Linie mit den Blüthenpflanzen arbeitet — mir freundlichst übertragen hatte, für die hier vorliegende Form entscheidend; ich wollte den Versuch machen, die Systematik und Geographie der Phanerogamen in einer innigeren Wechselbeziehung, als wie sich bisher für beide ergeben hatte, zur Darstellung zu bringen.

Durch gesonderte Einzelabhandlungen für die verschiedenen Themata erhält der Lernende, für den ein solches Handbuch Sorge tragen will, zu leicht den Eindruck, als ob es sich immer um etwas Neues, fast willkürlich Gemachtes handle, wenn ein neuer Gesichtspunkt anhebt; sehr wichtig scheint es, auf den inneren und nothwendigen Zusammenhang dieser Gesichtspunkte hinzuweisen, wie es z. B. durch HABERLANDT's Darstellung der physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe (Band II, pag. 557—693) geschieht. So wie Anatomie und Physiologie in ein unentbehrliches Wechselverhältniss getreten sind, je weiter die Forschung vordrang, so lassen sich Systematik und Geographie der Pflanzengruppen nicht von einander scheiden: mit der Weiterentwickelung der verschiedenartigen Formen desselben Verwandtschaftskreises an getrennten Orten haben sich die Charakterzüge des Systems und der Florenreiche gleichzeitig herausgebildet; es gehört zu den Charakteren jeder Ordnung, Gattung und Art, ein bestimmtes Heimatsrecht in engem oder weitem Ländergebiet zu haben, und jedes gutcharakterisirte Ländergebiet nennt als hervorragendsten Charakterzug eine grössere oder geringere Fülle an Lebewesen aus bestimmten Systemgruppen als seine Bürger; es ist also die Entwicklung der systematischen und geographischen Gruppen, welche man aus der Pflanzenwelt in natürlicher Weise bilden kann, eine gleichzeitige und auf einander bezügliche gewesen, und dies soll der leitende Gedanke dieser Abhandlung sein. Da es sich dabei um Dinge handelt, welche bis jetzt noch nicht in das gewöhnliche Lehrbuchsystem der Botanik eingedrungen sind, so schien es auch nöthig, die Literaturangaben

[1]) Vielleicht wird dieses vortreffliche Buch dem deutschen Leserkreise durch Uebersetzung zugänglicher gemacht werden.

[2]) Verfasser dieser Abhandlung ist gleichfalls mit der Herausgabe einer nach Lehrbuchsform durchgeführten Pflanzensystematik seit längerer Zeit beschäftigt.

zahlreicher zu machen als ich es in der »Morphologie« in Band I, gethan, wo ein fertiges Lehrgebäude der Botanik seit lange vorlag mit reichem Vorrath an Handbüchern. Letztere fehlen für den allgemeinen Theil dieser Abhandlung fast völlig; nur zwei höchst bedeutende Werke lassen sich in ihrer gegenseitigen Ergänzung so nennen, dass in ihrem viel weiter gesteckten Rahmen sehr viel Ausführungen und leitende Ansichten dafür vorhanden sind, nämlich ENGLER's »Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Florenreiche insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode«[1]), und WALLACE's »Island-Life, or the phenomena and causes of insular Faunas and Floras, including a revision and attempted solution of the problem of Geological Climates«[2]); beide werden häufig im Texte genannt werden.

Hinzuzufügen bleibt noch übrig, was eigentlich schon selbstverständlich ist, dass die Ausführlichkeit in den Einzelschilderungen auch für den pflanzengeographischen Theil nicht hier zu suchen ist. Soll das hier vorzutragende Material mit älteren Werken verglichen werden, so würde der geographische Theil dieser Abhandlung am ehesten einem gedrängten Auszuge von A. DE CANDOLLE's berühmter »Géographie botanique raisonnée« (1856) in neuer Form entsprechen sollen, nicht wirklichen Auszügen von GRISEBACH's »Vegetation der Erde,« oder ENGLER's »Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt« oder meiner eigenen Studie über die »Florenreiche,«[3]) obgleich die beiden letztgenannten Abhandlungen die Hauptmasse des hier auszuwählenden Stoffes enthalten. — Die Pflanzengeographie ist an sich schon deswegen schwieriger darzustellen, weil sie zugleich eine der Botanik und eine der physischen Geographie dienende Disciplin ist; um sie richtig zu erkennen, muss der Botaniker wissenschaftliche Erdkunde, und der Geograph Pflanzensystematik und -Physiologie verstehen. In diesem Handbuche durfte nur mit dem botanischen Leserkreise gerechnet werden, und es ist demgemäss auch ein Eingehen auf eigentliche geographische Fragen vermieden, die botanische Seite in den Vordergrund gestellt.

Allgemeiner Theil.

I. Abschnitt.

Uebersicht des Entwicklungsganges der Vegetation der Erde.

Ununterbrochene Fortdauer der Entwicklung. — Die Gesammtauffassung von der Entstehung jener Mannigfaltigkeit von Organismen, welche bei aller Verschiedenheit ihrer Organisation von den Chlorophyll führenden Algen durch die Muscineen und Pteridophyten hindurch bis zu den Gymno- und Angiospermen doch in allen Stücken die deutlichsten Spuren innerer Verwandtschaft zeigen, würde für das Verständniss des Systems und der Florenreiche eine unzulängliche sein, wenn ein Zweifel an der steten, unausgesetzt von den ersten Lebewesen der Erde an fortgesetzten Weiterentwicklung derselben bestände und Gedanken an Revolutionen, welche die Organismen früherer Erdperioden voll-

[1]) I. Theil: Die extratropischen Gebiete der nördlichen Hemisphäre, 1879; II. Theil: Die extratropischen Gebiete der südlichen Hemisphäre und die tropischen Gebiete; mit Karte, 1882. Leipzig, Engelmann.

[2]) London 1880; auch in deutscher Uebersetzung erschienen.

[3]) Geographische Mittheilungen 1884, Ergänzungsheft 74.

ständig ausgerottet hätten, um sie durch ganz neue zu ersetzen, noch jetzt berechtigt wären.

Glücklicher Weise haben die Forschungen der Geologen und der durch DARWIN in neuen Ideenkreisen auf das lebhafteste angeregten organischen Naturforscher sich zu ziemlich gut aneinanderschliessenden Ergebnissen vereinigt, welche die continuirliche Fortentwicklung im Grossen und Ganzen betonen und nur zwischen Perioden grösserer geologischer Stabilität und solchen lebhafterer Umänderung unterscheiden; während und nach den letzteren scheint die bestehende Organisation am meisten von dem alten dermaligen Bestande verloren und neue, aus den alten mit Transmutation hervorgegangene Formen in verhältnissmässig höherer Entwicklung gewonnen zu haben.

Der Gedanke an continuirliche Weiterentwicklung leidet unzweifelhaft nicht darunter, dass für gewisse sehr tief in der morphologischen Stufenleiter stehende Pflanzenklassen, wie alle Spaltpilze und auch die Oscillariaceen, Rivulariaceen, Chroococcaceen und Verwandte sind, und welche man wohl vielfach für den Urtypus sehr alter, aus längst verschwundenen Erdperioden überlebender Pflanzengruppen zu halten geneigt war, in neuerer Zeit Wahrscheinlichkeiten für ein jugendliches Alter geltend gemacht sind; so besonders von NÄGELI.[2]) Man muss sich zwar alsdann daran gewöhnen, die nächst höheren Pflanzengruppen (in diesem Falle also die Chlorophyll führenden Algen), welche man aus diesen Gliedern des Systems von morphologisch niederstem Range abgeleitet sich vorstellte, hinsichtlich ihres Ursprunges auf andere, ausgestorbene und der jetzigen Forschung nicht mehr erkennbare, Vorfahren zu beziehen; aber für die höheren und höchsten Gewächse bleibt desswegen doch die Anschauung der steten Weiterentwicklung aus (bekannten oder unbekannten) Stämmen, welche, wenn sie nicht mit den jetzigen niedersten Formenkreisen übereinstimmen, doch diesen ähnlich gewesen sein werden, als vollgültig bestehen. — Eine ebenfalls vertiefte Auffassung der Weiterentwicklung in langen Erdperioden entwirft heutzutage die Geologie von ihrem anderweiten Standpunkte aus; so führen uns von hervorragenden Paläontologen MARION und SAPORTA[1]) zu einer weniger abstrakten Vorstellung der von der Geologie seit lange in feststehender Form unterschiedenen Schichten, aus deren geologischem Verhalten schon allein sich nicht die Vorstellung einer Aufeinanderfolge regelmässiger Perioden ableiten lässt, die sich über einen Continent oder gar über den ganzen Erdball erstreckt hätten. »Hätten wirklich solche Perioden existirt,« so äussern sich die genannten Forscher, »und wollte man annehmen, sie seien rein biologische gewesen, d. h. solche, welche in keiner direkten Verbindung mit den Bewegungen und Schwankungen der Erdrinde stehen, so müsste man trotz der Armuth gewisser Schichten und der Lücken, die sie zeigen, hier und da Anzeichen einer allmählichen und gleichzeitigen Entwicklung der verschiedenen Klassen organisirter Wesen bemerken, die zu bestimmter Zeit auftreten und gleichzeitig erlöschen. Mit einem Worte, Beginn und Ende jeder dieser vorgeblichen Perioden würden sich in übereinstimmenden Erscheinungen aussprechen, und wir würden aus unzweideutigen Merkmalen die wahrscheinliche Zeit aller dieser Erneuerungen des organischen Lebens auf der Erdoberfläche ableiten können. Indess ist der Verlauf der Dinge

---

[1]) NÄGFLI, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, pag. 465—468.

[2]) G. DE SAPORTA und A. F. MARION: Die paläontologische Entwicklung des Pflanzenreichs; Kap. 1; Die Vegetationsperioden (Internat. wissensch. Bibl., Bd. 54. Leipzig 1883).

ein ganz anderer gewesen, als wenn die Faunen und Floren jedes geologischen Zeitalters jedes Mal absolut neuen Faunen und Floren Platz gemacht hätten.« Demnach stellen die geologischen Schichten, die nun nicht mehr geologisch oder biologisch scharf begrenzten Perioden entsprechen, den geographischen Zustand der Erdoberfläche in einem bestimmten Momente ihrer Geschichte dar und lassen besonders den damaligen hydrographischen Zustand beurtheilen; sie überhaupt noch zu unterscheiden, ist trotz alledem ebenso berechtigt, wie etwa die Periodeneintheilung der politischen Geschichte Europas seit 1000 Jahren, seit welcher Zeit auch ein bald ruhiges, bald sehr bewegtes Fortentwickeln der neben einander sesshaften Völker durch eine stetig abfliessende Zahl menschlicher Generationen hindurch stattfand. Wenn in der geologischen Geschichte der Erde einmal eine bestimmte Tiefe und Verbreitung der Meere, Binnenseen, Ströme gegeben war, so konnte sie sich nur in längeren Zwischenräumen an Ort und Stelle verändern, und diese Aenderungen werden meist auch sehr unmerklich herbeigeführt worden sein, während die schnellen oder allgemeinen Veränderungen im Gesammtbilde der Erdkarte nur nach langen Zwischenräumen von verhältnissmässiger Ruhe eingetreten sind, während welcher auch die Wechselbeziehungen der Lebewelt ziemlich stabil geblieben sein werden.

Diese geologischen Vorstellungen mussten hier an die Spitze gestellt werden, wo es sich darum handelt, die Vorstellung von der ungeheuer langen Entwicklungsgeschichte zu erwecken, die das Pflanzenreich auf Erden durchlief, um die gegenwärtigen, in wirr sich kreuzenden Verwandtschaftsverknüpfungen zusammenhängenden Organismen zugleich mit ihrer gegenwärtigen geographischen Verbreitung ganz bestimmter Art hervorzubringen.

Der älteste Anfang des Pflanzenlebens in frühen Zeiten der Erde entzieht sich genauer Forschung, leidet zu sehr an der Unzulänglichkeit der paläontologischen Reste, als dass er hier erörtert werden müsste, und ist insoweit, als er Forschungsgegenstand geworden ist, aus Gründen eben dieser Unzulänglichkeit des Materials auch für die weiteren sich an den dunklen Anfang anschliessenden Thatsachen ohne tiefe Bedeutung. Die weiter fortgeschrittenen, schon von einander nach mehreren Richtungen abweichenden Pflanzen sind allein erst so gut erhalten, dass ein geregeltes Studium mit ihnen begonnen werden kann, und sie zeigen bekanntlich schon in der Steinkohlenflora eine hohe Fülle von Pteridophyten (Gefässkryptogamen), der an dem zugehörigen Orte dieses Handbuches[1]) kurze Erwähnung geschieht.

Stufenfolge der höheren Pflanzengruppen und ihre gemeinsame Ausbreitung. — Von grosser Wichtigkeit ist die Thatsache, dass die morphologisch anerkannte grosse Stufenleiter im Pflanzenreiche von den Thallophyten aufwärts bis zu den Angiospermen in ihren grossen Grundzügen übereinstimmt mit dem Auftreten der stets höhere Organisation verrathenden Gruppen in ihren uns palaeontologisch erhaltenen Resten. Diese Betrachtungen sind ebenfalls schon an anderer Stelle dieses »Handbuches«[2]) von SADEBECK an die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Pteridophyten und Gymnospermen angeknüpft, und von morphologischem Standpunkte aus ist die Grundlage zu diesen Betrachtungen — die Verwandtschaft und Stufenleiter in der Organisation — von mir in meiner Abhandlung über die Morphologie der Phanerorgamen[3]) ebenfalls berührt.

[1]) Band I, pag. 147—148 in der Abhandlung von Prof. SADEBECK.

[2]) Bd. I, pag. 326k, am Schluss der Abhandlung. —

[3]) Bd. I, pag. 691—692.

»Wir erkennen aus den palaeontologischen Untersuchungen auf das Genaueste, dass die geologischen Befunde dieselbe Reihenfolge im Auftreten der Organismen auf unserem Planeten nachweisen, wie sie an der Hand der Entwicklungsgeschichte gefunden wurde« (SADEBECK, a. a. O.), dieser Satz bezeichnet die wichtige Sachlage. Auffällig ist aber dabei, dass das Auftreten irgend einer bedeutenden, später zu grosser Allgemeinheit auf der Erde gewordenen Pflanzenklasse durchaus nicht den Beginn der grossen geologischen Perioden (in ihrer freiheitlichen Auffassung) charakterisirt, sondern oft mitten in eine solche hineinfällt, sofern den palaeontologischen Resten zu trauen ist. So charakterisirt das Auftreten der Coniferen schon die Steinkohlenperiode, da in ihr die Stämme, Rinden und Blätter der Cordaiteen einen wesentlichen Antheil an der Kohlenbildung nehmen; aber auch sie haben in den Calamodendreen nach SCHENK's Darstellung[1]) Vorläufer, welche ihr erstes Auftreten noch weniger bezeichnend für jene Erdperioden machen, da diese zwischen den Coniferen und Cycadeen stehende Formenreihe vom Devon bis in das Perm hineinreicht. Dann aber folgen lange Zeiten der Erdgeschichte, während welcher die Farne der Steinkohlenperiode und die in ihr anerkannten Coniferen und Cycadeen nicht weichen, bis nach dem monotonen Charakter der Flora der Trias zu Beginn der jurassischen Epoche eine Umbildungsbewegung sich geltend macht und einige seltene Monokotylen den in veränderten Formen vorherrschenden Farn- und Zapfenpflanzen zugesellt. Auch die letzteren sind in dieser Zeit noch sehr allgemein verbreitet: von Spitzbergen bis nach Ost-Indien und von den Inselgruppen, welche damals Europa bildeten, bis nach Irkutsk in Sibirien sind dieselben Formen von Cycadeen und Coniferen in ihren fossilen Resten verbreitet gefunden, die der Flora nach der Meinung der Palaeontologen einen sehr monotonen Stempel aufgedrückt haben[2]). In neuster Zeit hat man die Verbreitung derselben oder sehr nahe verwandter Organismen auch über den Aequator hinaus bis wenigstens nach Australien aufdecken können; die an der Ostseite dieses Kontinents und in Tasmanien aufgefundenen und von FEISTMANTEL[3]) untersuchten Pflanzen der älteren Formationen enthalten die bekannten Gattungen Indiens, solche vom Altai und theilweise auch wiederum von den südafrikanischen Karroo-Schichten (z. B. *Glossopteris)* aus den Abtheilungen der Equisetaceen, Farne, Lycopodiaceen, Cycadeen und Coniferen, wo nur der bemerkenswerthe Umstand aufgefallen ist, dass in Australien die gleichen Gattungen in geologisch älteren Formationen aufgefunden zu sein scheinen als in Indien und Sibirien — ich sage »scheinen,« weil ja die Altersbestimmungen für weit entfernte Continente oft ihre Schwierigkeiten hinsichtlich des relativen Zeitmaasses haben. Aus allem geht das für allgemeine Betrachtungen Wichtige hervor, dass bis zur Kreide hin dieselben Pflanzenordnungen, die damals in Pteridophyten und Gymnospermen ihre höchste Entwicklung gefunden hatten, mit einer Gleichmässigkeit der Verbreitung, welche nicht einen scharfen Zug der gegenwärtigen Trennung nach Florenreichen aufzuweisen hat, die Flora der Erde zusammengesetzt haben. —

Erst allmählich kamen dann die Angiospermen zur Entfaltung ihres jetzt die Gymnospermen so weit überflügelnden Reichthums an Formen; die Monokotylen

---

[1]) In ZITTEL's Handbuch der Palaeontologie, Bd. II, pag. 234—240.

[2]) Vergl. SAPORTA, Die Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen; übers. v. C. VOGT (1881), pag. 187.

[3]) Notes on the fossil Flora of Eastern Australia u. Tasmania; (Journ. and Proceed. of R. Soc. of New South Wales in Sydney, Bd. XIV, [1880] pag. 103—118.)

haben schon in der unteren Kreide eine kräftige Entfaltung aufzuweisen; aber auch die Ausbreitung der jetzt am mächtigsten entwickelten Entwicklungsstufe in der Vegetation der Erde, nämlich die der Dikotylen, fällt nicht in den Anfang, sondern in die Mitte dieser mit am festesten geologisch abgegrenzten Periode der Kreide. »Obwohl nach unserer Ansicht« — äussern sich SAPORTA und MARION[1]) — »dieses Auftreten der Dikotyledonen alle anderen Erscheinungen beherrscht, hat dasselbe doch weder in der reinen Schichtenlehre noch in der gewöhnlichen Palaeontologie seinen bestimmten Platz erhalten, obgleich seine Zeit mit ziemlicher Sicherheit in den Horizont des Cenoman verlegt werden kann.« — Wenn man also der geologischen Eintheilung der Erdgeschichte in grosse Perioden Sicherheit zutraut, so würde sich daraus ergeben, dass die Entfaltung der mächtigsten und jetzt die Vorherrschaft auf Erden führenden drei Entwicklungsstufen von Blüthenpflanzen sich inmitten grosser erdgeschichtlicher Abschnitte vollzogen hat, während ihre unbekannte erste Entstehung vielleicht in den Anfang derselben gefallen ist. Uebrigens scheint es sich ähnlich mit der Thierwelt zu verhalten, da die ersten Säugethiere (Beutelthiere) in die Grenze zwischen Trias und Jura fallen und auch seit jener Zeit nur an innerer Entfaltung mit specialisirter Verbreitung zugenommen haben.

Blüthenentwicklung. — In den nun vollzählig vorhandenen oberen Pflanzengruppen scheint sich von allgemeineren Erscheinungen dann zunächst die höhere Entwicklung der Blüthenorgane zu gesicherter Kreuzbefruchtung herausgebildet zu haben, indem mit alleiniger Ausnahme der Gymnospermen, welche Windblüthler (»Anemophilen«) geblieben sind, die beiden Stufen der Angiospermen[2]) in der weitaus grösseren Menge ihrer Repräsentanten allmählich der Insektenbefruchtung sich accomodirten und »Entomophilen« wurden. Dies ist von Dr. H. MÜLLER in diesem Handbuche schon ausführlich genug besprochen[3]) und bedarf hier nur des Hinweises. — Obwohl sich viele Ordnungen der Angiospermen so gut wie ausschliesslich entweder nur in der Wind- oder nur in der Insektenbefruchtung bewegen, hat diese Verschiedenheit doch zu keinen durchgreifenden Trennungen verwandtschaftlicher Art geführt, so dass sie nur als ein Charakter von geringerer Bedeutung für Ermittlung des Ursprungs irgend einer Pflanzengruppe gelten kann. Dies beweisen zahlreiche Fälle, wo aus dem Kreise einer sonst entomophilen Ordnung einzelne Repräsentanten ausschliesslich Windbefruchtung haben[4]) (z. B. *Poterium* und *Sanguisorba* unter den Rosaceen, während *Alchemilla* Insektenbefruchtung besitzt; alle drei Gattungen zeichnen sich aber zugleich durch den Mangel der Corolle aus, die sonst bei den Rosaceen so hoch ausgebildet ist), und ausserdem das wirre Durcheinandergehen der Befruchtungsart in einzelnen grösseren Verwandtschaftskreisen, über deren wirkliche Zusammengehörigkeit kein Zweifel bestehen kann. Wenn also auch die Entwicklung grosser Blumen mit allen Einzelvorrichtungen zur regelrechten Insektenbefruchtung ein erst in den jüngeren Zeiten des Bestehens der Angiospermen (zumal seit dem mittleren und unteren Tertiär) erworbener Charakter zu sein scheint, so dürfen

---

[1]) Die palaeontolog. Entwicklung d. Pflanzenreichs, pag. 15, (Internat. wiss. Bibl., Bd. 54.)

[2]) Ich behalte diese Bezeichnung für Mono- und Dikotylen zusammen entsprechend der »Morphologie der Phanerogamen« in Bd. I. pag. 674 dieses Handbuches bei, obwohl in anderen Abhandlungen das Synonym Metaspermen dafür angewendet ist. Besonderen Werth lege ich nicht auf die Ausdruckswahl.

[3]) Bd. I, Abhandl. I. Kapitel 18: Ursprung der Blumen; s. besonders pag. 92.

[4]) Vergl. MÜLLER's Abhandl. a. a. O., pag. 74. (Rückkehr der Blumen zur Windblüthigkeit).

deshalb dennoch die Windblüthler weder als in niederer Organisationstufe stehend betrachtet werden, noch darf man ihren Ursprung aus eben diesem einen Grunde der Windblüthigkeit allein schon auf die ältesten angiospermen Gruppen zurückführen wollen, weil diese ja in der Kreide fast ausschliesslich als Windblüthler auftraten und sich sehr wohl bis zur Gegenwart fortgepflanzt haben können. Es müssen dafür in solchen Fällen andere Rücksichten geltend werden, obwohl nicht gesagt werden soll, dass die Befruchtungsart gar nicht auch für Entscheidungen solcher Art in Frage kommen könnte.

Die hauptsächlichste Rücksicht aber erfordert die Betrachtung der Blüthenorgane in dem Sinne der sich steigernden und zu complicirterer Funktion überleitenden Metamorphose, wie es in dem systematischen Theile ausführlicher zu erörtern sein wird.

Beziehungen zwischen Alter, Organisationshöhe und Ausbreitungsfähigkeit. — Wenn man die in allen Beziehungen hinsichtlich der Landfloren bestehende Oberherrschaft der Blüthenpflanzen, und unter diesen wiederum die der Angiospermen in das Auge fasst, so scheint das Gesetz von A. Gaudry, welches dieser Schriftsteller beim Entwurf eines Bildes der Verkettungen der Thierwelt vom paläontologischen Gesichtspunkte aus aufstellte, und dem sich auch Saporta und Marion anschliessen, gerechtfertigt zu sein, dass die höheren Wesen sich schneller verändern als die niederen; denn diesem abgeleiteten Gesetze entspricht es, dass die Angiospermen sich zu der grössten Mannigfaltigkeit der Arten aufgeschwungen haben. Unter Vervollkommnung der Organisation wird dabei die Differenzirung in den wichtigsten Organen verbunden mit Vereinigung der einheitlichem Zwecke dienenden Theile und Reduction der letzteren auf die geringste nothwendige Zahl[1]) verstanden, so dass die seit lange verschieden ausgerüsteten neben einander bestehenden Reihen von Organismen mit sehr verschiedenen Kräften und sehr verschiedenen Aussichten auf Erfolg im Streben nach grösserer Ausbreitung sich immer enger begrenzte Functionen erwerben und sie immer ausschliesslicher und sicherer mit Hülfe ihrer complicirter gewordenen Organe ansüben. Die dabei mögliche Mannigfaltigkeit ist thatsächlich nur bei den Angiospermen sowohl hinsichtlich ihrer Lebensweise als auch hinsichtlich ihrer Sexualitätserscheinungen vorhanden; sowohl das Leben des einzelnen Individuums als auch die Ziele zur Entstehung der Nachkommenschaft spielen sich in den verschiedensten Rahmen ab.

Um deswillen werden ja auch Mono- und Dikotylen als höchste Pflanzenstufen bezeichnet; es würde aber irrig sein, wenn man annehmen wollte, die älteren und nicht zu höheren Klassen fortentwickelten Typen müssten an sich eine geringere Ausbreitungsfähigkeit auf der Erde besitzen. Es können im Gegentheil die Organismen von sehr altem Typus und niederem Klassenrange, wenn sie nur befähigt waren, den jüngeren Umgestaltungen der Erde zu folgen und ihre eigene Fortentwicklung darnach einzurichten, von Alters her bis auf die Jetztzeit dieselbe oder eine noch gesteigerte Rolle in der Gesammtvegetation der Erde spielen, wenn sie auch ihr individuelles Leben und die Bildung der

[1]) Nägeli, Mechan.-physiologische Theorie der Abstammungslehre, Capitel IX. — »Die grössere Zahl der Organe ist also nicht das Merkmal einer höheren Stufe, sondern im Allgemeinen das Gegentheil davon, und die quantitative Verschiedenheit, welche in einer Menge von Abstufungen besteht, ist unvollkommener als der Zustand, in welchem nach Unterdrückung aller Uebergänge bloss die wenigen ausgeprägten Bildungen übrig bleiben und unvermittelt neben einander liegen.« (pag. 519.)

Nachkommenschaft in einer einfacheren und gleichmässigeren Weise ablaufen lassen. So sind die Tange von ihrer unbestrittenen Vorherrschaft in den Oceanen noch nicht verdrängt und haben nur in den süssen Gewässern den grösseren Spielraum an die Angiospermen abgegeben, obwohl sie der älteste Typus des jetzigen Pflanzenreichs sind. Um von den in hocharktischen Gegenden mächtig entwickelten Moosen bei dem ungewissen geologischen Alter dieser Klasse[1]) zu schweigen, so sind zwar die Lycopodiaceen und Equisetaceen der Jetztzeit nur noch ein schwacher Abglanz ihrer in den paläozoischen Perioden entwickelten Fülle, aber sie sind doch noch erhalten, und die Farne haben inmitten der tropischen Fülle neuerer Formen an vielen Stellen der Erde, zumal auf Inselgebieten, sich zu einem Artenreichthum weiter entwickelt, der vielleicht dem der alten Perioden ähnlich ist, und es haben sich viele der mächtigsten Formen gerade aus ihnen ziemlich unverändert, wie es scheint, forterhalten; so z. B. die Marattiaceen, von denen schon die obere Steinkohle Formen von grosser Aehnlichkeit mit denen der Jetztwelt aufweist. Andere Typen der Farne sind jüngeren Ursprungs und zeigen, dass bei ihnen eine eigenartige Fortentwicklung stattfand; so z. B. die interessanten Schlingformen der Gattung *Lygodium*, deren älteste Arten dem gegenwärtigen Standpunkte der Kenntnisse zu Folge nicht weiter als bis zum Schluss der Kreideperiode hinaufreichen. Und dabei haben es auch die Farne zugleich verstanden, sich den jüngsten auf der Erde herausgebildeten Klimaten in ihrer eigenen Lebensperiode derartig anzupassen, dass sie gerade wie die Lycopodiaceen dem nordischen Florenreich noch in einer kleineren Zahl von Arten als Bürger angehören und in einigen Formen, wie *Woodsia hyperborea* und *glabella*, als einheimische Charakterpflanzen der hocharktischen Flora auftreten.

Es bedarf dann nur noch des Hinweises auf die Wichtigkeit und die stellenweise sich geltend machende Alleinherrschaft der Coniferen in der Jetztzeit, besonders im kühleren Theile der gemässigten Zonen beider Erdhälften, wo weder Monokotylen noch Dikotylen ihnen zu folgen vermögen und wo von Dikotylen am ehesten noch solche Formen sich unter sie mischen und die von ihnen vollzogene Waldbedeckung der Landschaft ergänzen, welche ihrer Blüthenorganisation und ihres geologischen Alters wegen mit zu den »niederst organisirten« Dikotylen gerechnet werden, um daran zu erinnern, dass die einst in Trias und Jura herrschenden Gymnospermen in solchen jüngeren Typen (wie *Pinus, Abies)* und in so alten Typen (wie *Araucaria)* noch heute so zahlreich vorhanden sind, dass sie gewiss als vorherrschende Gewächse aufgezählt werden müssten, wenn aus den in fossilen Zustand übergegangenen Resten der jetzigen Wälder von Skandinavien, Canada, Sibirien oder von Valdivien ein Urtheil über die Vorherrschaft der einen oder anderen Pflanzenklasse gefällt werden sollte. — Das Endergebniss dieser Betrachtung lautet also: die in der Complicirtheit der Organe und im relativ jugendlichen geologischen Alter sich ausdrückende höhere Stufe ist nicht so aufzufassen, als wenn die älteren, auf niederer morphologischer Höhe stehenden Organismen an sich schon deshalb minder lebensfähig, ausbreitungsfähig und leistungsfähig hinsichtlich der Umänderungen wären, welche nothwendiger Weise unter den wechselnden Lebensbedingungen verschiedener Erdperioden an den sich durch sie hindurch fortpflanzenden Typen vor sich gehen müssen.

---

[1]) In den ganzen primären und secundären Schichten ist bis jetzt von Moosen keine Spur aufgefunden worden.

Auch diese niederen Klassentypen sind in ihrer Weise mit fortgeschritten und haben eine Weiterentwicklung ihrer Art gehabt, welche sie lebensfähig erhalten hat.

Noch auf einen zweiten Punkt ist aufmerksam zu machen: es heisst gewöhnlich, dass auf die Zeit, in welcher die Farne prädominirten, die Periode des Vorherrschens der Gymnospermen (Coniferen) gefolgt sei, dass dann die ersten Monokotylen aufgetreten und zur grösseren Entfaltung gelangt seien, und zum Schluss die Dikotylen erschienen und als jüngste, höchste Pflanzenstufe die Herrschaft erhielten; man erinnert sich dabei des Auftretens von Palmen noch im Tertiär an solchen Stellen, wo jetzt nur dikotyle Bäume — wenn auch gemengt mit monokotylen Kräutern — zu finden sind, und meint diesen in den physiologischen Lebensbedürfnissen der monokotyledonen Bäume liegenden Wechsel mit ihrer geringeren Lebens- und Anpassungsfähigkeit erklären zu können. — Diese Darstellung könnte richtig sein, wenn folgende Stufenleiter der Organisation bewiesen wäre:

Pteridophyten → Gymnospermen → Monokotylen → Dikotylen →;

es ist aber nur die geologische Aufeinanderfolge derartig bewiesen und es wird daher zwar Niemand folgende Stufenleiter ohne paläontologische Stütze vertheidigen wollen:

Pteridophyten → Gymnospermen → Dikotylen → Monokotylen;

aber es muss die Selbständigkeit der Mono- und Dikotylen betont werden, welche sich in den mannigfaltigsten Zügen der Organisation beider Klassen äussert. Es ist niemals gelungen, ein Zwischenglied aufzufinden, welches die Fortentwicklung der Monokotylen zu Dikotylen anschaulich machte und damit den Dikotylen einen höheren Rang ertheilte, sondern es scheint, dass die Monokotylen seit ihrer Entstehung sich zu Monokotylen vollkommenerer Organisation fortentwickelt haben, und dass die vermuthliche Abstammungsreihe, welche zugleich der Systemhöhe entsprechen soll, sich in grösster Kürze etwa so gestaltet:

{Pteridophyten → unbekannte ausgestorbene Zwischenglieder → Monokotylen →
{Pteridophyten → Gymnospermen → einfache und höhere Dikotylen →

Demnach brauchen die Monokotylen nicht, weil sie die ältere Klasse in der Erdgeschichte darstellen, die niedere zu sein, sie haben im Gegentheil den Vortheil des früheren Auftretens insofern für sich, als sie in ihrer längeren eigenartigen Entwicklung grössere Fortschritte in der Ausbildung ihrer angiospermen Charaktere haben machen können, als die Dikotylen. Denn wenn eine pteridophytische Ordnung, z. B. die Rhizocarpeen, seit der jüngsten Tertiärperiode Umwandlungen der Art erlitten hätte, dass sie den Angiospermen beigezählt werden müsste, und einen ganz neuen Stamm derselben bildete, so würde derselbe doch wegen der Kürze seiner Entwicklung in der Blüthenorganisation weit hinter Pflanzen wie Compositen, Papilionaceen, Umbelliferen zurückstehen müssen, da letztere ihre Organisationshöhe nur in langen Zeiträumen durch divergente Weiterentwicklung erreicht haben.

Ich selbst bin nicht geneigt, in den Monokotylen einen niedriger organisirten Typus der Angiospermen zu erblicken, als in den Dikotylen, sondern in beiden zwei ganz verschiedene Typen, von denen der der Monokotylen geologisch weiter zurückreicht.

Die Umänderungsbedingungen für Organisation und Wohnort. — Bei der Erwähnung der Fortentwicklung bestehender Gruppen in gegenseitiger Concurrenz und mit dem dadurch bewirkten Untergange gewisser Formen von

Lebewesen sind wir zu dem von DARWIN so ausgezeichnet ausgearbeiteten Theile der descendenz-theoretischen Betrachtungen angelangt, dessen allgemeine Grundlage hier mit Fug und Recht als bekannt vorausgesetzt werden darf. Den ausführlichen und weit bekannten Schriften DARWIN's selbst ist für unsere Zwecke die kleine Originalschrift von WALLACE: »On the Tendency of Varieties to depart indefinitely from the Original Type« [1]) anzureihen, deren Zweck war zu beweisen, dass 1. die natürlichen Varietäten die Möglichkeit und Nothwendigkeit haben, sich immer mehr von ihrer Stammart hinsichtlich ihrer Organisation zu entfernen, und dass 2. der in damaliger Zeit noch für giltig angenommene Gegenbeweis durch die in Cultur entstandenen Varietäten, denen man eine unbegrenzte Rückkehr zur Organisation der Stammform zutraute, ungültig sei. — Es mag hier weiter auf die gerade für diesen Theil der Botanik hochwichtigen Schriften NÄGELI's: »Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art« [2]); »Ueber den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche« [3]); und »Ueber die Bedingungen des Vorkommens von Arten und Varietäten innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes« [4]) hingewiesen werden, ebenso auf M. WAGNER's »Naturprocess der Artbildung« [5]), um die Einzelheiten, die hier nicht angeführt werden können, aber zum Verständniss des Folgenden nothwendig sind, in ihrem vollen Umfange zu bezeichnen. Es sind dann nur noch die an die »Arten« und ihre »Abarten (Varietäten)« geknüpften Betrachtungen auf grössere Gruppen, die bekanntlich als Gattungen, Familien oder Ordnungen bezeichnet werden, auszudehnen — wobei man sich leider immer weiter vom Boden der unbestreitbaren Thatsachen entfernen muss — um die nothwendige descendenz-theoretische Grundlage zu den hier vorliegenden Zwecken verwerthen zu können.

Die morphologischen Umänderungsbedingungen für die Fortentwicklung der Organismen bestehen, in grössester Kürze zusammengefasst, in den uns durch die Geologie bekannt gewordenen oder auch nur wahrscheinlich gemachten Veränderungen der Vertheilung von Land und Wasser auf der Erde, in den dauernden oder periodischen Aenderungen des Klimas unter den verschiedenen Breiten, und in den Gegenwirkungen der jederzeit vorhandenen Organismen. Alle diese Bedingungen, die in dieser gemeinsamen Zusammenwirkung wenigstens seit der Kreideperiode auftraten, bestehen auch heute noch fort, und die Naturforschung hat daher den Weg eingeschlagen, die ganz geringen Veränderungen, die sie in jüngster Zeit in der Natur als sehr wahrscheinlich vorgegangen annehmen darf oder die sie künstlich im Kleinen hervorrufen kann, in ihrer Einwirkung auf kleine Genossenschaften von Organismen zu studiren und dadurch ein dunkles Bild von den grossen Vorgängen vergangener Erdperioden mit gewaltigen Veränderungen zu gewinnen.

Es ist aber nicht nothwendig immer anzunehmen, dass beispielsweise beim Klimawechsel in den jüngeren Erdperioden an einem beliebigen Ort der Erde aus einer bestehenden Art eine neue wurde; eine noch einfachere Folge würde das Fortwandern dieser Art in eine andere Landschaft gewesen sein, wo das für

---

[1]) Journal of the proceed. of Linn. Soc., Zoolog. vol. III, London 1859, pag. 53—62.

[2]) 2. Aufl., München 1865.

[3]) Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. d. Wiss., München 1865, II, pag. 228—284.

[4]) Ebendaselbst, Bd. II, pag. 367.

[5]) Ausland 1875, pag. 570—593; es soll in dieser Studie wie in des Verfassers früheren Arbeiten nachgewiesen werden, dass die Umbildung der Arten durch geographische Isolirung erfolgt sei.

sie nothwendige Klima des früheren Ortes auch später noch herrschte. Dieses Fortwandern ist bekanntlich auch den Pflanzen durch die Beweglichkeit ihrer Samen leicht, wenn auch nur in sehr kleinen Schritten möglich, und diese langsame Beweglichkeit genügt bei langsamer klimatischer Veränderung. Die Veränderungen der äusseren Bedingungen können also sowohl eine Veränderung der Arten, als auch eine Translocation derselben gleichbleibenden Arten erzielen, im ersteren Falle das System und im letzteren die Florenreiche beeinflussen.

Selten allerdings werden bei der Veränderung der Wohnplätze einer Art die übrigen äusseren Bedingungen, besonders die Wechselbeziehungen zu der sonstigen Lebewelt, am fremden Orte ungeändert sein, und es ist daher das wahrscheinlichste, dass eine solche auswandernde Art mit dem Wechsel ihres Wohnorts zugleich einen morphologischen Wechsel eingeht, mit anderen Worten: dass aus ihr eine neue Art wird. Die Veränderung der äusseren Bedingungen ändert daher, wenn sie auf eine verschiedene geographische Vertheilung der in einer gegebenen Epoche vorhandenen Pflanzen hinzielt, in der Regel zugleich auch die Artcharaktere selbst, ändert also die Florenreiche und das System in denselben doppelseitig veränderten Formen.

Der Wechsel wird als ein »morphologischer« bezeichnet, weil es nothwendig ist, die Arten aus ihren äusseren Merkmalen zu erkennen und als solche zu beschreiben. In Wirklichkeit neige ich der Meinung zu, dass die Umänderungen, die mit einer sich umbildenden Art vor sich gehen, physiologisch, besser gesagt »biologisch« sind, sich also z. B. in Aufsuchung anderer Standorte und damit verbundener anderer Lebensweise, in Gewöhnung an andere Minimal- und Maximaltemperaturen für ihre specifischen Verrichtungen, in Erlangung einer veränderten Blüthezeit und Fruchtreifedauer u. a. zuerst äussern. Erst nach solchen vorausgegangenen, viel schwieriger wahrnehmbaren und festzustellenden inneren Veränderungen dürfte die wirkliche morphologische Umgestaltung vor sich gehen.

Ich glaube diese Meinung vereinigen zu können mit der von Nägeli in seinem jüngsten bedeutenden Werke[1]) veröffentlichten Satze, dass entstehende Variationen zuerst im »Idioplasma« und nachher erst am Organismus auftreten.

Als Idioplasma bezeichnet Nägeli — ohne einen bestimmt anatomischen Begriff damit zu verbinden — das die bestimmte und eigenthümliche Entwicklungsbewegung hervorbringende Anlageplasma, welches zu einer bestimmten Pflanze und zu einem bestimmten Organ einer bestimmten Pflanze nothwendig werden muss; jede wahrnehmbare (später morphologisch sichtbar auftretende) Eigenschaft ist als Anlage im Idioplasma vorhanden, und »es giebt daher ebenso viele Arten von Idioplasma als es Combinationen von Eigenschaften giebt. Jedes Individuum ist aus einem etwas anders gearteten Idioplasma hervorgegangen, und in dem nämlichen Individuum verdankt jedes Organ und jeder Organtheil seine Entstehung einer eigenthümlichen Modification oder eher einem eigenthümlichen Zustand des Idioplasmas.« Diese Anführungen waren nothwendig für diejenigen, die sich mit Nägeli's Gedankengang noch nicht vertraut gemacht haben. Uns berührt hier nun die Frage hinsichtlich der äusseren Einflüsse, ob dieselben in erster Linie die Eigenschaften des entwickelten Organismus oder das Idioplasma verändern. Nägeli meint (a. a. O. pag. 171), dass man zwar zu der Meinung hinneigen könne, dass zuerst das Merkmal im entfalteten Zustande sich ausbilde und hernach erst das Idioplasma demgemäss umändere, weil die äussere Ursache auf den entwickelten Organismus wirkt. Die Erfahrung aber zeige, dass die Umbildung am Individuum nicht mit der äusseren Einwirkung Schritt hielte, weil manche Veränderungen erst dann einträten, wenn eine ganze Reihe von Generationen unter jener äusseren Einwirkung gestanden hätte. Denn wenn auch ein dauernder Reiz ein Individuum während seines ganzen Lebens getroffen hat, ist die von ihm erzielte Veränderung doch nur äusserst gering im Vergleich mit der Veränderung, die schliesslich nach einer sehr grossen Zahl

[1]) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig, 1884.

von Generationen erfolgt und als neue Eigenschaft irgend eine ältere ersetzen soll. Dieser Reiz kann nur auf die dieser bestimmten Einrichtung entsprechende Idioplasmagruppe einwirken, ändert dieselbe in der ersten Generation nur sehr wenig um, vererbt sich aber im Idioplasma auf die folgende Generation etc. »So bildet sich unter dem Einfluss des bestimmten Reizes vielleicht durch tausend und mehr Generationen eine Anlage aus, die, wenn sie fertig ist, zur sichtbaren Eigenschaft sich entfaltet und die bisherige Eigenschaft, die nun latent wird, verdrängt.« —

In dieser Weise soll also hier die Umbildung der Arten zu neuen Formen aufgefasst werden, wobei die vielgenannten »äusseren Bedingungen« als Reize wirken; sie bewirken schliesslich — in wie langer Zeit ist unbestimmt und in keinem Falle gleich — eine Veränderung an systematisch festen »Arten« und höheren Einheiten, oder eine Veränderung in den Wohnplätzen kleiner und allmählich grosser Areale, oder am häufigsten in beiden Beziehungen.

Herausbildung der Florenreiche durch Klimawechsel und geologische Trennungen. — Es ist oben betont, dass in den alten Erdperioden bis etwa zum Jura aufwärts nach den phytopalaeontologischen Resten zu urtheilen, die Flora eine sehr gleichmässige Vertheilung gehabt haben müsse. Es ist oft von der Unzulänglichkeit palaeontologischer Reste, zumal für die Darlegung der Geschichte des Pflanzenreiches und mit Recht die Rede gewesen, da so oft die Bestimmungen durch die Mangelhaftigkeit des Materials auf schwachen Füssen stehen. Hier ist aber auf eine andere Unzulänglichkeit der palaeontologischen Reste hinzuweisen, aus der die Wahrscheinlichkeit einer früher sehr grossen Gemeinsamkeit in der geographischen Vertheilung jener alten Pflanzen noch viel stärker hervorgeht. Es ist kein Zweifel, dass von allen Pflanzenarten, welche jemals existirt haben, nnr ein sehr geringer Bruchtheil uns im versteinerten Zustande aufbewahrt sein kann; es sind daher auch nur geringe Aussichten dafür vorhanden, dass an getrennten Orten unter ganz verschiedenen äusseren Umständen gerade dieselben Arten aus der geringen Zahl von überhaupt zur Fossilisirung gelangenden erhalten geblieben sein sollten. Wenn nun also trotzdem die Anzahl derjenigen alten Gattungen und sogar Arten, welche aus gleichnamigen oder ungleichnamigen Schichten in sehr verschiedenen Ländern — wie beispielsweise West- und Mittel-Europa, Sibirien, Indien, Ost-Australien, Süd-Afrika — bekannt geworden sind, so gross ist, wie sie nach den zusammenfassenden Darstellungen der Palaeontologie ist, so lässt sich daraus errathen, wie weit verbreitet dieselben alten Pflanzentypen in jenen früheren Erdperioden gewesen sein müssen.

Ausgehend von der Thatsache, dass gegenwärtig das Areal aller frei dem Lichte, Wind und Wetter ausgesetzten Pflanzen sich auch bei verhältnissmässig bedeutender Ausdehnung doch in annähernd gleichartigen klimatischen Grenzen hält, überträgt man diese Regel auch auf die Vorzeit und macht aus den unverhältnissmässig grossen Arealen, ausgedehnt über jetzt auf das verschiedenartigste klimatisch beanlagte Länder, den Rückschluss, dass die Klimate jener alten Erdperioden höchst gleichmässig und unter einander ähnlich gewesen seien. Dieser Rückschluss erscheint jedenfalls gerechtfertigter als etwa der, dass die Empfindlichkeit der Pflanzen für klimatische Differenzen sich erst allmählich in den mittleren, jüngeren und jüngsten Erdperioden herausgebildet hätte; man überträgt die aus der jetzigen Flora abgeleiteten Erfahrungen so weit auf die Vorzeit, dass man auch deren Klimate in Rücksicht auf die pflanzlichen Formen, die in ihnen existirten, als seien sie oberflächlich gemessen, in mittleren Wärmegraden ausdrückt. Es giebt thatsächlich kein anderes Mittel, die Vorzeit sonst in dieser Hinsicht vergleichend abschätzen zu können.

Die gleichmässige Vertheilung der alten Flora (welche noch einheitlich für die ganze Erde als devonisch, permisch, triasisch etc. zu bezeichnen ist, nicht wie jetzt als neu-europäisch, neu-indisch, neu-australisch etc.) so, wie wir sie beobachten, lässt noch einen anderen nothwendigen Rückschluss zu, den nämlich, dass der Wanderungsfähigkeit derjenigen Arten (resp. Gattungen), welche an so entlegenen Stellen der Erde auftraten, keine Schranken durch unübersteigliche Continentalsperren oder weite Oceane gesetzt waren. Eine beispielsweise im Herzen Sibiriens entstandene Art musste allmählich von dort bis Ost-Australien oder Süd-Afrika wandern können, wobei der leichten Verbreitung der allerdings damals noch überwiegenden Sporenpflanzen die Tragkraft der Winde für die leichten Sporen zu Hülfe kommen musste.

Es ist dabei das Dogma, dass dieselbe an den verschiedensten Punkten der Erde aufgefundene Pflanzenart von einem Ursprungslande ausgegangen sei, nicht etwa eine unabhängige Entstehung in so und so vielen verschiedenen Ländern gehabt habe, zunächst oberflächlich festgehalten. Unten werde ich ausführlicher darauf zurückkommen.

Diese gleichmässige Verbreitung der Pflanzen hat nun in den mittleren Perioden der Erdgeschichte allmählich aufgehört und ist einer immer mehr nach verschiedenen, in natürlicher Weise zusammenhängenden Ländern specialisirten Verbreitung auf engeres Areal gewichen, so dass es in der Gegenwart unmöglich sein würde, die gesammte Vegetation der Erde treffend nach wenigen Grundzügen zu schildern und ihre Eigenschaften im Vergleich mit denen etwa zur Steinkohlen- oder Jurazeit zu vergleichen. Es ist dies nur möglich, wenn wir den Blick auf engere Räume beschränken, über deren Grenzen zwar die Meinungen getheilt sind und auch zunächst so bleiben mögen; jedenfalls ist aus der einheitlichen Vegetation der Erde in der Gegenwart ein buntes Bild einzelner »Florenreiche« geworden.

Wie sich die Vegetation von Periode zu Periode, bald rascher, bald langsamer morphologisch höher und zugleich reichhaltiger entwickelte, indem neben den höheren Formen jüngeren geologischen Alters zugleich noch die weiter fortentwickelten Typen grösseren geologischen Alters ihre Plätze behielten, so ist seit etwa der Mitte der secundären Perioden eine geographische Charakterverschiedenheit in den Ländermassen der Erde zugleich mit den sich stetig häufenden Organismen in immer höher werdendem Maasse eingetreten, so dass es unmöglich ist, die morphologische (systematische) Differenzirung des Pflanzenreiches ohne die gleichzeitige geographische in wissenschaftlichen Grundzügen zu vergleichen. Es lässt sich annehmen, dass, wenn nicht die allmählich eingetretene Verschiedenheit der Klimate in Zusammenwirkung mit den nun erst recht zur Geltung gelangenden Sperren durch hohe Gebirge als Wasser- und Wetterscheiden die Ausbreitung gewisser günstig beanlagter Pflanzenformen in Schranken gehalten hätte, die systematische, morphologische und biologische Mannigfaltigkeit der jetzigen Florenreiche der Erde niemals hätte zu Stande kommen können; denn wie sollten sonst die nordischen Wälder von Zapfenbäumen, die sommergrünen Laubwälder, die zur trocknen Jahreszeit ihre Blätter abwerfenden und die immergrünen Tropen- und Subtropenwälder in der Mannigfaltigkeit neben einander auf der Erde bestehen, wie sie ist, da doch nicht ein einziger Baum aus einer Waldgattung in eine zweite übergeht? Die kräftigsten, d. h. dem jeweiligen Erdklima am besten angepassten Formen würden die übrigen, sofern sie überhaupt entstanden wären, überwältigt haben. — So hat sich allmählich die wichtige Thatsache herausgebildet, dass die Heimat einer Pflanze einer

ihrer unentbehrlichsten Charaktere ist, weil in dem Begriff ihres zugehörigen Florenreichs die ganze Entwicklung, welche sie hat durchlaufen müssen, mit enthalten ist.

Eine Trennung nach Florenreichen, welche sich nur nicht nach den versteinerten Pflanzenresten in einer den übrigen Schilderungen entsprechenden Art beweisen lässt, muss übrigens schon seit den ältesten Schichten der Erde vor sich gegangen und immerfort so geblieben sein: Die Trennung nach einem oceanischen und nach einem terrestrischen Florenreich. In ersterem müssen von jeher die Algen in stetiger Weiterentwicklung gewesen sein, weit verschieden — aber nicht etwa nur mit dem Typus niederer Organisation behaftet — von den Landpflanzen, von denen wir in ausgesprochener Deutlichkeit bekanntlich zunächst die Pteridophyten und hernach die Gymnospermen vor uns sehen, da die jetzt zwischen Algen und Pteridophyten im System stehenden Moose nicht altfossil sind. — Auch das oceanische Florenreich der Tange hat sich dann in den aufeinander folgenden Erdperioden weiter entwickeln und seine zugehörigen Bürger sowohl morphologisch als geographisch specialisieren müssen; diese Dinge lassen sich aber nur aus allgemeinen Urtheilen errathen und ausserdem an der gegenwärtigen Vertheilung der oceanischen Algen einigermassen prüfen; zu genaueren Schilderungen fehlt es an genügend erhaltenem fossilen Material aus dieser Pflanzenklasse. Wir werden später sehen, dass sich ungezwungen das oceanische Florenreich auch jetzt noch nicht weiter in mehrere den Land-Florenreichen gleichwerthige Gruppen zerlegen lässt, und wir dürfen daraus den Rückschluss machen, dass die biologischen Bedingungen der Oceane nicht jenen starken Specialisirungen durch die Klimawechsel unter Herausbildung der Zonen und besonders durch die geologischen Umgestaltungen der Erdrinde hinsichtlich der Configuration der Meeresbecken unterworfen waren, wie es mit den ursprünglich ebenfalls einheitlich beanlagten Festländern und Inseln der Fall war. Es stehen ja auch noch heutzutage alle grösseren Meere miteinander mehr oder weniger in offenem Zusammenhang.

Nach dieser Betrachtung gilt das im vorstehenden Passus über die Herausbildung der Florenreiche gesagte also in seinen starken Zügen nur für die geographische Specialisirung der grossen Continentalmassen und ihrer zugehörigen Inseln, mit Landpflanzen-Bevölkerung in erster, aber auch mit der des süssen Wassers in zweiter Linie.

Feststellung des geologischen und geographischen Beginns in der Specialisirung der Florenreiche. — Es ist beim Standpunkt der heutigen Kenntnisse, wo noch von weitgedehnten Ländermassen der Tropen und südlichen Hemisphäre uns genauere Aufschlüsse über die dortigen Sedimente und ihre etwa miteingeschlossenen Pflanzenreste fehlen, zwar gewagt, sich auf eine gründliche Untersuchung darüber einzulassen, wann und wo die ersten bedeutenden Abweichungen vom früheren Gemeincharakter der alten Pflanzenwelt angehoben haben; doch scheint das Urtheil feststehend, dass es die Nordpolar-Länder, und zwar erst in der Kreideperiode, gewesen seien, die zuerst sich aus dem gleichmässigen Zustande der Landpflanzen-Verbreitung herausgehoben und eine besondere Flora an besonderem Ort (also ein arktisches Kreideformations-Florenreich) gebildet haben. Allgemeine pflanzengeographische Erwägungen stimmen nämlich mit diesem paläontologisch festgestellten Urtheil überein.

Renault hat in seinem der Botanik äusserst werthvollen »Cours de Botanique fossile«[1]) sich etwa in folgender Weise darüber vom geologischen Standpunkt ausgesprochen: In der Steinkohlenperiode war der Einfluss der geographischen Breite noch vollständig Null, wie das die Identität der Species aus den allerentferntesten Kohlenlagern zeigt; überall, in den arktischen wie tropischen Ländern entwickelten sich dieselben Pflanzen in Fülle; wenn während dieser langen Periode Veränderungen auftraten, welche das Aussterben einzelner Arten oder Gattungen zur Folge hatten, so erscheinen diese Veränderungen über den

[1]) Bd. I, Paris 1881: Notions préliminaires pag. 5—9.

ganzen Erdball ausgedehnt. Auch während der Trias- und Jura-Periode zeigen sich die neu aufgetretenen Pflanzen ähnlich in allen gleichaltrigen Schichten aller Länder, und lassen dadurch eine gleichmässige Vertheilung von Wärme und Feuchtigkeit voraussetzen. Die Gebirge, höher als zur Steinkohlenperiode, sind noch nicht hoch genug, um die Entwicklung eigener Bergfloren zu bedingen; bedeutendere Verschiedenheiten bestanden nur zwischen den Pflanzen trockner und denen feuchter oder sumpfiger Standorte.

In der unteren Kreide (in den Komeschichten) treten am Oumenak-Golf in Grönland (70° n. Br.) einige Tannen[1]) zwischen den schon althergewohnten Cycadeen auf, als erste Anzeichen, dass die geographische Breite Einfluss gewinnt für Hervorbringung bestimmter Formen an bestimmtem Orte. Gleichzeitig zeigen sich *Credneria*[2]) und *Ficus*, wie es scheint, als erste angiosperme Dikotylen, welche in diesem Augenblick der Erdgeschichte die günstigen Bedingungen für ihre Entwicklung finden. Sie werden aber von Schicht zu Schicht häufiger, zumal nach dem Beginn der Tertiär-Periode, in dem Maasse wie die geographische Breite für die Vertheilung der Temperatur wirksamer wird. Der Landgürtel, in welchem ein gewissen tropischen Regionen der Jetztzeit vergleichbares Klima herrschte, verschmälert sich seit der Kreide stetig; zu Beginn des Tertiär finden wir seine Nord-Grenze schon weit von den arktischen Ländern fortgerückt im Norden Englands und Deutschlands, wo der damalige Reichthum an Palmen, Pandanaceen und Musaceen eine damalige mittlere Temperatur von 25° vermuthen lässt. Im Miocen überschreitet diese Nordgrenze schon nicht mehr den Süden Europa's, der sich damals durch die Existenz tropisch-afrikanischer Pflanzen auszeichnete; hier gab es damals auch noch Cycadeen. Im Pliocen ist diese Grenze dann auf etwa 40° nördl. Br. in Süd-Europa herabgerückt.

Herausbildung der gegenwärtigen Verhältnisse. — Diese palaeontologische Schilderung RENAULT's kann durch einen kurzen Hinweis auf die Veränderungen der jüngsten Erdepochen ergänzt werden, welche fast weniger durch die in Thonen erhaltenen spärlichen Reste von Pflanzen, als durch anderweite geologische Urteile zusammen mit einer rationellen Betrachtung der gegenwärtigen

---

[1]) Im Ganzen sind aus Grönlands Kreide- und Tertiärformation zusammengenommen bis jetzt schon 28 Coniferen bekannt geworden; diese grosse Artenzahl wird nur durch die Cupuliferen mit 26 Arten annäherud erreicht, der sich dann die Farne mit 19 Arten anschliessen. — Diese Zahlenverhältnisse mögen hier gleich beigefügt werden, weil sie deutlicher als irgend etwas anderes die Florenveränderungen an gleicher Stelle beleuchten, da die Coniferen gegenwärtig nur noch dürftig, die Cupuliferen gar nicht mehr in Grönland vertreten sind. Spätere Erdperioden verschieben also sehr häufig neu entstandene Formen weit von ihrem ersten Ursprungsorte.

[2]) Die Richtigkeit der Darstellung erfordert den Zusatz, dass Crednerien ziemlich gleichzeitig an weit entlegenen Stellen der borealen Ländergebiete auftreten, allerdings in der Blattform genug variirend, um die Aufstellung mehrerer verwandter Gattungen zu rechtfertigen. Diese Variation würde jedoch an der Hauptsache nicht viel ändern, und wichtiger ist schon die Frage, ob man fest überzeugt sein darf, dass alle zu *Credneria* gezogenen Blattformen systematisch zusammengehören. Drei Arten kommen im unteren Quadersandstein Sachsens vor (vergleiche ENGELHARDT in Abhandlungen der naturw. Gesellsch. Isis, Festschrift, Dresden 1885, pag. 55), andere in der böhmischen Kreide, wieder andere (*Protophyllum*, vergl. LESQUEREUX, The cretaceous Flora, pag. 100) im centralen Nord-Amerika. Die Stellung dieser dikotylen Anfangspflanzen zu den gegenwärtigen Systemgruppen ist dunkel und schwankt bei der Dürftigkeit der Argumente sehr; doch scheint die Gruppe der Urticineen mit den Moreen, zu denen ja auch *Ficus* gehört, einige Wahrscheinlichkeit für sich zu haben (vergl. VELONOVSKY, Fl. d. böhm. Kreideformation, Hft. I. pag. 18).

Vertheilungsweise der Pflanzen mit ziemlicher Sicherheit festgestellt worden sind: In den von der allgemeinen »tropischen« Flora seit Kreide- und Tertiärperiode entblössten Ländern hatte natürlich eine neue Vegetation Platz genommen, die mit abnehmendem geologischen Alter sich stetig den jetzt existirenden Pflanzenformen näherte, und auch stets mehr von denjenigen Ländern Beschlag nahm, in denen wir die betreffenden Pflanzenformen noch heute finden. Die letzte grosse Verschiebung, die allen Resten der Tertiärflora in den nördlichen Ländern ein gewaltsames Ende machte und dort eine neue, sehr eigenartige Flora hervorrief, geschah während der Glacialperiode, durch die Vergletscherung vieler Länder und Inseln, welche seither vom Eise wiederum befreit sind. Auch in den nicht vergletscherten nordischen Ländern (wie Central-Sibirien) war die Temperatur derartig gesunken, dass nur eine Vegetation dort sich entwickeln (und vielleicht von dort aus später beim Rückgange des Eises in den Nachbarländern sich verbreiten) konnte, deren Jahresperiode durch Winterkälte in zwei scharf geschiedene Abschnitte zerlegt war. Damals hat, wenn wir die rückgängige Bewegung der Eisbedeckung gleich mit einrechnen, die inzwischen sehr veränderte Flora der nördlichen Länder mit dem ihr eigenthümlichen Typus im Wesentlichen die heutigen Plätze erhalten; es hat sich also damals das »Nordische Florenreich« meiner Eintheilung[1]) in seiner gegenwärtigen Physiognomie herausgebildet. —

Inzwischen waren seit der Kreideperiode die übrigen Länder der Erde mit vergleichsweise tropischem Klima nicht im Vegetationsstillstand geblieben; die Fortentwicklung geht ja, wie oben betrachtet, continuirlich weiter, wenn sie auch besondere Erschütterungen zum Anlass rascherer Umänderungen nimmt. Diese Länder standen nun aber, seitdem in den Nordpolarländern ein anderes Klima mit anderem Florencharakter herrschend geworden war, nicht mehr im directen Zusammenhange, da die grossen Oceane auch schon zur Tertiärzeit als gleiche Trennungsmittel bestanden haben wie heute. Sie waren also auf getrennte Fortentwicklung angewiesen und begannen alsbald einen eigenartigen Florencharakter herauszubilden, der mit der Dauer eigenartiger Verhältnisse und der Specialisirung der Klimate an Eigenartigkeit zunehmen musste.

Das tropische Klima beschränkte sich allmählich auf die ihm jetzt zugewiesenen Länder; naturgemäss schaltete sich nördlich dieses Tropengürtels ein Klimagürtel vermittelnd zwischen ihm und dem nordischen Florenreich ein, in welchem aber gleichzeitig die continentalen Verschiedenheiten sich mächtig herausbildeten. Zunächst würde nur daran gedacht werden können, dass die nördlich-subtropischen Länder beider Erdhälften je ein einziges getrenntes Florenreich hätten bilden müssen; doch rief in der Alten Welt die höchst charakteristische Ausbildung der centralen Hochgebirge Asiens mit ihren eingeschlossenen Hochländern und Seebecken vom Himalaya bis Altai eine gewaltige Sperre hervor, durch die neben der eigenartigen Fortentwicklung eben dieser eingeschlossenen Länder Central-Asiens der Westen der Alten Welt (Mittelmeerländer) und der Osten derselben (Ost-Asien) zu analoger, aber getrennt-eigenartiger Weiterbildung veranlasst wurden. Ganz ähnliche Verhältnisse wiederholten sich in kleinerem Maasstabe im mittleren Nord-Amerika. Im Süden des äquatorialen Gürtels musste die Eigenartigkeit der Weiterentwicklung in den dortigen subtropischen Ländern schon aus dem Grunde, weil sie weit von einander durch grosse Oceane getrennt auf sich selbst angewiesen waren, einen starken Charakter erhalten.

---

[1]) Siehe im später folgenden pflanzengeographischen Theil.

Diese kurzen Grundzüge der Ausbildung der »Florenreiche« sollen in einem Kapitel des pflanzengeographischen Theiles hinsichtlich des letzten, einigermassen gut bekannten oder wenigstens muthmaasslichen Schrittes seit der Tertiärperiode ihre Vervollständigung in Bezug auf Verschiedenheit und Charaktereigenthümlichkeit der einzelnen Florenreiche finden. Schon jetzt wird man aber nach dem Gesagten die dort gegebene Florenreichseintheilung erklärlich und der geologisch-klimatischen Fortentwicklung der Erde entsprechend finden, mithin auch das Wesen der »Florenreiche« verstehen. — Was im Vorstehenden mit »eigenartiger Fortentwicklung« bezeichnet ist, würde umständlicher ausgedrückt heissen, dass die einmal bis zur Kreidezeit gleichmässig vertheilten Pflanzenformen nunmehr, da sie an verschiedenem Orte verschiedene Lebensbedingungen fanden, nach den oben (pag. 185) gemachten Andeutungen sich zu verschiedenen Arten, Gattungen, Ordnungen des Pflanzenreiches ausbildeten.

Die Theorien und Hypothesen über den auf Erden seit der Kreideperiode deutlich wahrgenommenen Klimawechsel, welcher auch den geologischen Trennungen und Umbildungen der Continente die nötige Kraft und Wirkungsweise für die Specialisirung der Florenreiche verlieh, gehören nur zum kleinsten Theile in den Rahmen dieser Abhandlung, so sehr sie Bedürfniss der Forschung sind. Es mag erwähnt werden, dass ich dieselben für den Gebrauch der Geographie nirgends besser erörtert gefunden habe, als in dem »Island Life« von A. R. Wallace.

Ableitung einer bestimmten Gesetzmässigkeit für die Umbildung der Floren. — (1. Renault. —) Die eben gemachte Schilderung, enthaltend die thatsächlichen Grundzüge auf Grund aller Erfahrungen aus palaeontologischen und pflanzengeographischen Einzeluntersuchungen, lässt sich noch nach verschiedenen Gesichtspunkten betrachten: Eine sehr einfache Ableitung bestimmter Regeln hat Renault[1]), gemacht, um die Gesammtheit der beobachteten phytopalaeontologischen Erscheinungen darin auszudrücken; als erste Regel nennt er mit wenig deutlicher Ausdrucksweise die Uebereinstimmung der Arten (Loi de concordance des espèces), als zweite deren Aussterben (Loi de leur extinction). Der ersten Regel zufolge haben sich die Floren in derselben Ordnung und gleichzeitig auf der ganzen Erde, seit ihrem ersten Beginn bis zu der Kreideperiode hin, entwickelt; nach der zweiten Regel stirbt eine Pflanzenart, wenn sie in einer bestimmten Region der Erde erlöschen muss, dort für immer aus, und es giebt für sie keine Wiederkehr in den späteren Zeitabschnitten der biologischen Entwicklung jener Region. Die erste Regel behält von den Schichten der Kreideformation an nur noch Gültigkeit, wenn man sie auf die unter gleichen Zonen gelegenen Länder anstatt auf den ganzen Erdball anwendet, wobei die Differenzirung der klimatischen Zonen allmählich von zwei (arktisch und tropisch) bis auf die grosse Zahl der Gegenwart zunimmt.

Es müssen daher die Floren der tropischen Formationen (mit ihrer Fortsetzung in die Gegenwart hinein) im Gesammtcharakter weniger sich verändert haben als die der Polarländer, und sie stehen dafür mit den früheren Perioden in innigerem Zusammenhange.

Die zweite Regel kann Ausnahmen geringerer Art durch oscillirende Klimaänderungen erleiden, wenn nämlich eine Art in einer für sie ungünstigen Klimaperiode von ihrer Heimat in ein neues Land fortwandert, und wenn ihr die Rückkehr durch Wiederkehr der früheren günstigen Verhältnisse in ihrer alten Heimat gestattet wird; so sind z. B. während der Eiszeit Pflanzen aus den vereisten Ländern ausgewandert, um nachher dorthin theilweise zurückzukehren. Es gilt also die zweite Regel streng nur für die sich schliesslich vollziehenden dauernden Veränderungen der Lebensbedingungen, dann aber auch in Allgemeinheit. Beide

[1]) Cours de Botanique fossile, Bd. I. pag. 7—8.

Regeln sind pflanzengeographisch anzusehen als richtige Formeln für den Entwicklungsgang der Flora in den geologischen Hauptperioden.

2. (ETTINGSHAUSEN. —) Bezüglich der letzten gewaltigen Florenumbildung von der Tertiärzeit bis jetzt hat ETTINGSHAUSEN eine eigenartige Anschauung entwickelt,[1]) welche sich nicht in der Schärfe, mit der sie ausgesprochen war und von ihrem Verfasser vertheidigt wird, bewähren kann. Von der mit den übrigen Schriftstellern auf diesem Gebiete übereinstimmenden Grundlage ausgehend, dass der scharf entwickelte floristische Charakter der einzelnen Länder der Erde, deren Specialisirung in ihrer Entwicklung oben genannt wurde, sich erst in jüngster Zeit herausgebildet haben könne, und zwar besonders dadurch, dass bei dieser Specialisirung viele noch aus älteren Perioden herstammende gemeinsame Pflanzenformen ausgestorben (auf Nimmerwiederkehr) und ersetzt seien durch eine sich vervielfältigende Menge local begünstigter Formen, kommt er zu dem Schluss, dass zur Tertiärzeit überhaupt die jetztweltlichen Florenreiche, auch in ihren allgemeinsten Unterschieden, noch nicht ausgebildet gewesen seien, und dass damals noch eine sehr gleichmässige »tertiäre Mischlingsflora« bestanden habe. Es stellt sich also seine Anschauungsweise die Floren weit entlegener Länder (wie z. B. die von Europa und Australien, von denen das erstere längst von der vom Nordpol ausgegangenen Umwälzung berührt war), noch zur Tertiärzeit in ihren mannigfaltigen Vegetationsformen übereinstimmend vor; später seien dann, um das obige Beispiel zu verfolgen, in Europa die australischen, in Australien die europäischen Typen vollständig oder grösstentheils ausgestorben, ähnlich in allen Ländern, auch in den Tropen. Man sieht, diese Anschauungsweise widerspricht der oben gemachten Schilderung von ganz allmählicher, seit der Kreidezeit vom Nordpol her zunächst für die nördliche Erdhälfte festgestellter Umbildung, nach welcher zur Tertiärzeit schon das nordische Element in Europa einen ganz besonderen Charakterzug bildete; dass damals viele der älteren gemeinsamen, also auch damals wohl in Australien lebenden, Pflanzenformen auch in Europa noch vorkamen, ist an sich schon anzunehmen, weil die Specialisirung der Florenreiche stetig fortgeschritten ist; und es ist auch schon besprochen, dass diese Formen durch die Eiszeit in Europa ausgelöscht werden mussten, während sie sich sowohl in Australien als auch in anderen nördlichen, aber von der Vergletscherung unberührt gebliebenen Ländern, z. B. in Süd-Japan, als eigene, der langen Zeit entsprechende Umgestaltungen zu verschiedenen Arten haben forterhalten können.

Die Stütze der von ETTINGSHAUSEN vorgebrachten Anschauung wird in Tertiärpflanzen Europas gesucht, welche jetzt so gut wie allein in Australien leben, und umgekehrt. Kapseltragende Myrtaceen *(Eucalyptus)*, Casuarinen und Proteaceen sind die hauptsächlichsten Anschlusspflanzen des europäischen Tertiärs an die Jetztflora Australiens, und sie sind besonders bezüglich der letzten Ordnung neuerdings wiederholt Gegenstand kritischer Nachprüfung gewesen.[2]) Dieselbe lässt sich dahin zusammenfassen, dass dieselbe Möglichkeit vorliegt, dass die aufgefundenen Blattabdrücke wirklich von Proteaceen abstammen, als dass sie auf Myricaceen oder Compositen (Tribus Conyzeen) zurückzuführen sind; die Schwierigkeit der Entscheidung liegt in der Unzulänglichkeit des fossilen Materials, sobald nicht richtige Bestimmungsstücke für Pflanzenordnungen in Inflorescenzen, in Blüthen oder Früchten neben den Blättern vorliegen. Sobald letztere fehlen,

---

[1]) Sitzungsberichte der Wiener Akademie; mathem.-naturw. Classe, Bd. 69—71. Denkschr. d. mathem.-naturw. Classe der Wiener Akademie, Bd. 34 (1875).

[2]) Von BENTHAM in einer Adress to the Linnean Society, London 1870; von SAPORTA in den Comptes rendus 1881, 1 sém. Bd. 92. pag. 1130. (Sur la présence supposée des Proteacèes d'Australia dans la flore de l'Europe ancienne.«)

kann ja auch die Gattung nicht festgestellt werden, und selbst wenn die Blätter zu Proteaceen gehören sollten, kann man nur sagen, dass ihre Blätter grosse Aehnlichkeit mit denen der jetzt australischen Proteaceen-Gattungen *Banksia, Dryandra, Lomatia* gehabt haben. (Vergl. ENGLER in dessen Entwicklungsgeschichte d. Pflanzenwelt. Bd. II, pag. 153.)

Das Umgekehrte hat ETTINGSHAUSEN in seinen jüngsten Untersuchungen über die Tertiär-Flora Australiens geschildert[1]: »Die Tertiärflora das aussertropischen Australiens ist dem Charakter nach von der gegenwärtig in Australien lebenden Flora wesentlich verschieden, sie schliesst sich überhaupt keiner der lebenden Floren an. Hingegen zeigt sie den Mischlings-Charakter der Tertiärfloren Europas, der arktischen Zone, Nord-Amerika's und wahrscheinlich aller Tertiärfloren. Sie ist also den bis jetzt bekannten Tertiärfloren viel ähnlicher als der heutigen Flora Australiens. Die australischen Charakterpflanzen stehen im Hintergrunde.« Die Beziehungen zu Europa's jetziger Flora werden — um diese allein hier zu nennen — durch die Gattungen *Myrica, Betula, Alnus, Quercus, Fagus, Salix* nach ETTINGSHAUSEN's Bestimmungen repräsentirt; da aber nur Blattabdrücke dafür vorlagen, so ist die Unsicherheit wiederum gross.

Auch hat F. v. MÜLLER[2]) ebenfalls fossile Pflanzen Australiens zu untersuchen begonnen und dadurch das Vorhandensein vieler entweder tropischer oder jetzt echt australischer Formen in der damaligen Flora nachgewiesen, und zwar durch grösstentheils auf Früchte oder fruchttragende Zweige gestützte Bestimmungen, welche immer den Blattbestimmungen vorzuziehen sind. Die Bestimmungen erstrecken sich auf die Gattung *Araucaria,* und auf zu den Proteaceen, Magnoliaceen, Sapindaceen, Menispermaceen und Olacineen frageweise bezogene Gattungen, ohne dass irgend eine boreale Gattung sich hätte nachweisen lassen.

Es ist nach Allem nicht angethan, die Anschauungsweise von der allmählich seit der Kreidezeit durch das Tertiär hindurch bis zur Eiszeit ausgebildeten Florenentwicklung aus uralter Gleichheit zur heutigen Verschiedenheit hin dadurch zu verändern, dass man sich noch die Tertiärflora als ein gleichmässiges Gemisch aller neu entstandenen Ordnungen in allen jetzigen Florenreichen vorstellt. Selbst in solchen Floren, die unter derselben Breitenzone gelegen gegenwärtig mindestens viel Analoga neben einem beträchtlichen Procentsatz gleicher Arten besitzen, wie beispielsweise das mittlere Europa einerseits und das nördliche und mittlere Japan andererseits, sind anderen sehr zuverlässigen paläontologischen Untersuchungen zu Folge durchaus nicht die ganze Tertiärperiode hindurch gleichartige Pflanzengemische herrschend gewesen. Denn nach NATHORST's jüngsten Aeusserungen[3]) über die zwei in Vergleich gesetzten Länder der mittleren nördlichen Zone ist es zwar als feststehend zu betrachten, dass die oligocene und miocene Tertiärflora von Sachalin, Nord- und Mittel-Japan sich nahe an die Flora derselben Schichten in Europa und den nördlich davon gelegenen arktischen Inseln anschliesst (— zweifelhaft soll es sein, ob dasselbe auch für Süd-Japan gelte, oder ob damals dort noch die alte Tropenflora bestanden habe —); aber die jüngere Tertiärflora Japans hat nach NATHORST nur noch einige interessante Analogien mit der Pliocen-Flora Frankreichs, zeigt aber keine beiden Ländern gemeinsame Art mehr; und endlich lassen sich unter 60 sicher bestimmbaren Arten der jungtertiären japanischen Schichten höchstens 3 als identisch mit europäischen Tertiär-Arten erklären *(Taxodium distichum, Liquidambar europaeum, Carpinus pyramidalis).* — Wir finden also die Verhältnisse gerade so, wie sie der allgemein geschilderten paläontologischen Entwicklung nach für Länder wie Japan und Europa im Einzelnen zu erwarten sind: gleichmässige Umbildung der alten Flora von dem zuerst mit besonderem Klima ausgestatteten Nordpol her (Kreide

[1]) Denkschriften d. mathem.-naturw. Classe der Wiener Akademie, Bd. 47 (1883).

[2]) Geological Survey of Victoria, II. Decade, Melbourne 1883: Observations on new vegetable fossils of the auriferous drifts.«

[3]) Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 9, Nr. 18 (11. Juni 1884), pag. 4.

und älteres Tertiär); innere Differenzirung der umgebildeten Flora in sich bei weiter fortschreitender Verschiedenheit der äusseren Verhältnisse in entlegenen Ländern von ungefähr derselben geographischen Breite (jüngeres Tertiär); Vollendung jener begonnenen Differenzirung (Quartär und Jetztzeit). Ob aber in den Tertiärschichten der australen Länder der drei Kontinente, welche zunächst nicht unter dem Einflusse der am Nordpol entstandenen neuen Pflanzenformen stehen konnten, ebenfalls das ältere Tertiär Gleichheit in den Formen zeigen sollte, welche damals nordischen Ursprungs und jungen Alters waren, erscheint mir bei der geringen Zahl von an gutem Material ausgeführten Untersuchungen noch zweifelhaft, aber aus allgemeinen Gründen und aus dem Vergleich der jetzigen Vertheilungsweise der Ordnungen und Gattungen nicht annehmbar.

(3. Dyer und Hooker. —) Die südlichen Länder sind bereits mehrfach auch hier, wo es sich nur um principielle Festsetzungen handelt, Gegenstand der Betrachtung geworden und machen noch ein erneutes Eingehen nöthig; bei ihnen nämlich hat die Hypothese um so freieren Spielraum, je weniger Sicheres über ihre geologische Entwicklung bisher im Allgemeinen und über den Charakter der Flora in den früheren Erdperioden bekannt wurde. — Dyer hat in einer kleinen, sehr beachtenswerthen aber hinsichtlich der Beweisführung noch lückenhaften: »Lecture on Plant-distribution as a field for geographical research«[1]) als Endresultat seiner Betrachtungen den Satz abgeleitet, dass die nördliche Hemisphäre immer die Hauptrolle bei der Entwicklung der Floren (systematisch wie geographisch) gespielt habe, dass also stets mehr neue Formen im Norden als im Süden erzeugt und ebenso stets mehr derselben vom Norden nach dem Süden als umgekehrt gewandert seien. Demnach hätte also ganz allgemein ein Vorwärtsschieben neuentstandener Formen vom Nordpol südwärts und allmählich über den Aequator weiter bis zu den Südspitzen der Kontinente stattgefunden, bis zu jener Zeit der Erdgeschichte, wo die Herausbildung der klimatischen Verschiedenheiten im ähnlichen Sinne, als sie jetzt vorhanden sind, unübersteigliche Sperren für die im Norden neu entstandenen Vegetationsformen schuf und damit die australen und tropischen Länder von dem Hauptzuge der neuen borealen Einwanderer abschloss. Es würde dadurch die jetzige Gesammtflora der Erde in ihrem Ursprung auf die nordpolare Area, die durch ihre früheren klimatischen Verhältnisse gewissermaassen einem steten Umformungs- oder Neubildungsherde zu vergleichen wäre, zurückzuführen sein. Diese Hypothese nimmt ihre Hauptstütze aus der Thatsache, dass viele der jetzt in den australen Ländern hervorragenden Charakterformen einzelne Vertreter im Norden haben, einige derselben im lebenden und alle im fossilen Zustande (für die Proteaceen müssten also als boreale Vertreter die vermuthlichen oben erwähnten Blattabdrücke des europäischen Tertiärs, welche dieser Ordnung zugerechnet wurden, gelten), während die jüngsten borealen hervorragenden Charakterformen nicht in denjenigen australen Ländern gefunden sind, welche seitdem in Abgeschlossenheit sich weiter entwickelten.

Damals waren die Bestimmungen Ettingshausen's an den australischen Tertiärpflanzen noch nicht gemacht; nach diesen aber soll, wie oben besprochen wurde, eine Reihe europäischer oder vielmehr borealer Charakterbäume, die jetzt in Australien's Flora durchaus nicht vorkommen, im Tertiär dieses Continents vorhanden gewesen sein. Lässt man nun gewisse Blattabdrücke im europäischen Tertiär für Repräsentanten der australischen Proteaceen und Myrtaceen zu, so muss man auch zunächst das Umgekehrte gelten lassen, da derselbe Autor die Bestimmungen getroffen hat, und es erweist sich hier eine Unsicherheit in dem von Dyer gemachten Schluss.

---

[1]) Proceedings of the Roy. Geogr. Soc., Bd. 22, Nr. VI. (1876).

Uebrigens bezieht sich dieser Einwurf nicht auf direct von Dyer gemachte Aeusserungen, da dieser die australische Flora für eine sehr alte hält, für im Alter wenigstens der europäischen Kreideflora entsprechend; in jener alten Erdperiode, schliesst Dyer, sei im Norden, vielleicht in Europa selbst der Grundstock zu der jetzigen australischen Flora und Fauna entstanden, und Australien sei eher als ein Erhaltungsgebiet für diese alten Typen im neuerdgeschichtlichen Gewande anderer und vielfach getheilter Arten anzusehen, als wie für das ursprüngliche Schöpfungsgebiet eben dieser Typen zu halten; aber seit jener frühen Periode müsste dann Australien seine vom Norden her überkommenen Grundformen in Abgeschlossenheit und ohne neue Eingriffe neuer von Norden her sich verbreiternder jüngerer Pflanzenformen zur Weiterentwicklung gebracht haben. Dagegen wären im Norden selbst hernach wieder jüngere Formen entstanden, welche hier die alten nach Australien abgezweigten Stämme verdrängt und durch neue Bilder ersetzt hätten. So sei es zu erklären, dass in der oolithischen Periode Europa unzweifelhaft Cycadeen, *Araucaria* und Pandaneen besessen hätte, die jetzt in den borealen Floren völlig fehlen und auf die australen beschränkt sind oder dort wenigstens in ihrer Hauptmenge auftreten. Es stimmte z. B. die gegenwärtige Verbreitung der Cycadeen genau mit einer solchen Idee überein, die sich verschiedene Zweige dieser Ordnung schrittweise über verschiedene Continente vom Norden zum Süden hin wandernd vorstellt: Australien hat die Gattungen *Macrozamia* und *Bowenia* für sich, Afrika *Encephalartos* und *Stangeria,* Amerika *Zamia*, *Ceratozamia* (nördlich vom Aequator) und *Dioon*; *Cycas* ist mit einem Verbreitungsgebiet von Japan und dem Himalaya bis nach Quensland und den Comoren-Inseln als südöstlicher und südwestlicher Grenzstation die einzige zwei Continenten gemeinsame Gattung. Aehnliches lässt sich von *Araucaria* sagen. Alle diese Gattungen haben sich, wahrscheinlich langsam, in den verschiedenen australen Floren differenzirt; in dem Verfolg ihres hypothetischen borealen Ursprungs muss man bis auf die Kreideperiode zurückgehen. —

Dieser Ansicht nach würden alle australen Formen unter den Descendenzbedingungen: »Zeit, Fortentwicklung der vorhandenen Arten, Continuität im Bestehen der Continente, klimatische Aenderungen und Landerhebungen«, auf eine einzige Region der Erdkugel zurückzuführen sein. Diese Anschauung hat auch dadurch grössere Bedeutung erhalten, dass sich Hooker[1]) für sie ausgesprochen hat, indem er hinsichtlich der ältesten Perioden der Erde, in denen ja die Abkühlung am Nordpol sehr bedeutsam für die Entwicklung der pflanzlichen Lebewesen gewesen sein mag, noch Saporta's Schrift »L'ancienne végètation polaire«[2]) für sich zum Beweise nimmt. — Obgleich sich etwas Sicheres über diese Hypothese erst dann wird sagen lassen, wenn die Paläontologie der tropischen und australen Länder im vollsten Anschluss an die borealen Länder erforscht sein wird, kann ich mich dennoch weder nach dem Wenigen, was wir hinsichtlich der Tertiärpflanzen Australiens wissen[3]), noch nach dem Urtheil, welches uns bei Betrachtung des Resultates dieses langen erdgeschichtlichen Entwicklungsganges auffiel, nämlich bei Betrachtung der gegenwärtigen Pflanzenvertheilung vom Norden zum Süden in den grossen Systemgruppen, dieser Anschauungsweise anschliessen.

Der Vortheil, welchen diese Anschauung Dyer's und Hooker's bietet, besteht hauptsächlich darin, dass viele Schwierigkeiten in der Vertheilungsweise der Ordnungen in den südlichen Florenreichen durch sie gehoben werden, welche sonst andere Hypothesen zur Lösung verlangen. Es existiren in Süd-Afrika, im südlichen-, im südöstlichen Australien, Tasmanien, auf dem südlichen und montanen Neu-Seeland, in Patagonien, Valdivien und den Anden Chiles viele Parallelformen

---

1) Address to the Geographical Section of the British Association, York 1881, pag. 11, (»On geographical distribution.«)

2) Comptes rendus de Congrès international de Géographie à Paris 1875.

3) Es ist nochmals darauf aufmerksam zu machen, dass die nicht sehr zahlreichen Beobachtungen aus den australischen jüngeren Pflanzenresten sich in den Resultaten der beiden Forscher v. Ettingshausen und F. v. Müller widersprechen (s. pag. 194 oben).

(Repräsentativformen), d. h. einander entsprechende Gattungen derselben Ordnung, auch wohl verschiedene Arten gleicher Gattungen, deren Vorhandensein hier ungleich schwieriger zu deuten ist, als wenn wir dieselbe Erscheinung in den Tropenfloren aller drei Continente vor uns sehen. Ausführlicher wird darüber im 2. Abschnitt dieses allgemeinen Theiles, § 2 (Continuität und Discontinuität des Areals) die Rede sein. — DYER nun kann sich zum Beweise für seine Anschauung mit Recht darauf stützen, dass in den jetzigen Floren eine Reihe nördlicher Pflanzenformen nach den Bergen Australiens, Neu-Seeland's und Südamerika's gelangt sind, z. B. Ranunculaceen, einzelne *Primula*-, *Gentiana*-, *Saxifraga*-Arten, deren boreale Heimat unbezweifelt ist, auch Cruciferen, Umbelliferen und *Fagus*-Arten, für welche die Sachlage schon hypothetischer erscheint. Wenn nun gegenwärtig im fernen Süden und Norden, durch die Breite der Tropen geschieden, als Zeichen des einseitigen Austausches vom Norden zum Süden hin solche Pflanzen genannt werden können, so lässt sich die Möglichkeit desselben Austausches auch in alten Erdperioden nicht leugnen; sie muss im Gegentheil viel leichter gewesen sein. Uebrigens ist bekannt, dass sich eine so gewaltige Verschiedenheit zwischen nördlichen und südlichen Florenreichen herausgebildet hat, dass man in den Hypothesen über die Entwicklungsgeschichte derselben vielmehr mit der Verschiedenheit als mit der in verhältnismässig wenig Verbindungsgliedern bestehenden Aehnlichkeit des Nordens und Südens zu rechnen hat; hierin lässt DYER's Theorie freien Spielraum.

Wie wir sehen werden, legt ENGLER den jetzt in den australen Florenreichen vorherrschenden Ordnungen eine grosse Wanderungsfähigkeit über weite Strecken des Oceans zu, um die Schwierigkeit des Vorhandenseins weit entfernter Repräsentativformen in solchen Ländern zu erklären, welche in keinem nachweislichen jüngeren Landverbande gestanden haben: ich selbst greife zu der Hypothese, für gewisse Ordnungen die Möglichkeit der selbständigen Entstehung in einander entsprechenden Repräsentanten anzunehmen; in diesen die jüngeren Erdperioden und die jüngste Entwicklungszeit umfassenden Fragen hat DYER selbst keine Antwort ertheilt und ist daher auch für seine Anhänger eine weitere Ergänzung seiner Anschauung nöthig.

(4. ENGLER. —) Zur Erklärung der die australen Länder betreffenden Eigenthümlichkeiten, in denen nicht wie in den kühleren borealen Ländern eine grosse Gleichmässigkeit hinsichtlich der am meisten in die Augen fallenden Charaktere der Vegetation besteht und welche man schon jetzt als gegenwärtig vierfach sich darstellend kennen lernen mag (australisch, australafrikanisch, australamerikanisch und neuseeländisch), hatte schon HOOKER[1]), der hier als horvorragender Pflanzengeograph und Kenner der südlichen Florengebiete gleichzeitig zu nennen ist, ein jetzt versunkenes grosses Festland oder Inselreich im südlichen Ocean angenommen, von dem aus, ähnlich wie von den hocharktischen Ländern südwärts, in früheren Erdperioden neue »australe« Gewächsformen sich bei der allmählichen Herausbildung der klimatischen Verschiedenheiten entwickelt und auf die jetzigen Südspitzen der grossen Kontinente verbreitet hätten. Diese Meinung hat er selbst gegenwärtig zurückgezogen und durch die angeführte DYER's ersetzt; sie harmonirt auch nicht mit der stets mehr erkannten Stabilität der grossen Continentalmassen in jüngeren Perioden.

Ohne zu einer solchen geographischen Hypothese zu greifen, hat ENGLER[2]) bei der Zusammenfassung seines Vergleichs von Tertiär- und gegenwärtiger Flora für die australen Ländergebiete ein einheitliches »Florenelement« angenommen, welches seit der Tertiärzeit der Hauptmasse nach die genannten vier Floren erfüllt; es wird als »altoceanisch« bezeichnet, da ENGLER seinen Formen die Fähigkeit zuschreibt, über grössere Strecken des Oceans hinweg zu wandern und sich auf den Inselgebieten weiter zu entwickeln. Um ein bestimmtes Beispiel zu bringen, so schliesst ENGLER aus der jetzigen Verbreitung der Anacardiaceen-

---

1) Flora antarctica pag. 230 u. 240.

2) Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Bd. II, Cap. 15.

Gattung *Lithraea* in Australien und Süd-Amerika, sowie einer natürlichen Abtheilung der derselben Ordnung zugehörigen Gattung *Rhus (Rhoës gerontogaeae)* in Süd-Afrika und Australien, dass einst die Floren der südlichen Hemisphäre in derselben Weise von den Floren der Südpolarländer ausstrahlten, wie es von den Floren der nördlichen Hemisphäre hinsichtlich ihres nordpolaren Centralursprungs im Allgemeinen erwiesen ist.[1]) Die drei anderen Florenelemente, die gleichfalls aus der einst einheitlichen Vegetation der Erde schon zur Tertiärperiode sich herausgebildet hatten, bezeichnet ENGLER als »arcto-tertiär«, »paläotropisch« und »neotropisch«. Die beiden letzteren stellen die Tropenflora dar, welche inzwischen nach Abscheidung einer neuen Flora in den borealen Ländern sich nach östlicher und westlicher Hemisphäre geschieden hatten; denn auch in den tropischen Gebieten, welche im Lauf der späteren geologischen Epochen nur wenig Veränderungen — wie es scheint — unterworfen waren, finden wir gewisse Ordnungen (z. B. Pandaneen und Cyclantheen), oder von anderen gemeinsam verbreiteten Ordnungen die Unterordnungen oder kleineren Abtheilungen (z. B. bei den Palmen), auf einige geographisch abgerundete Gebiete völlig beschränkt. Dies erklärt sich durch die klimatischen Eigenthümlichkeiten dieser Gebiete, welche gerade jenen beschränkten, physiologisch eigenartig construirten Formen eine Fortexistenz und Vermehrung gestattet haben; oder es erklärt sich aus einer noch früheren Periode, in welcher von einem (einstweilen unbekannten) Entwicklungscentrum aus nach verschiedenen Gegenden verschiedene Formen gelangten, welche sich in räumlicher Abgeschiedenheit frei entwickelten. Dass solche Beschränktheit nur bei wenigen Ordnungen innerhalb der Tropen beobachtet wird, während von vielen anderen dieselben oder wenigstens nahe verwandte Formen sogar an weit entlegenen tropischen Küsten der Continente auftreten, erklärt sich aus dem verschiedenen Grade der Wanderungsfähigkeit der Pflanzen, von denen viele eine sogar den längeren Transport im Meereswasser überdauernde Keimfähigkeit besitzen; wenn diese nicht wäre, müsste man — wie WALLACE auch hinsichtlich der Thierverbreitung bemerkt — nicht über die vielen Verschiedenheiten auch in gleichmässig beanlagten Tropenländern, sondern gerade über die frappirende weite Verbreitung einzelner Tropenpflanzen von einem Continent zum anderen erstaunt sein. — Wie man sieht, ist diese Vorstellung eine von der ETTINGSHAUSEN's und DYER's wesentlich verschiedene.

(5. DRUDE. —) Ich selbst habe mich theils an DYER's, theils an ENGLER's vorstehende Ansicht am nächsten angeschlossen, stehe aber zunächst schon nicht auf dem Standpunkte, die Flora der australen Gebiete in demselben Maasse als eine Einheit anzuerkennen, wie es ENGLER will, indem er aus ihr sein »altoceanisches Florenelement« bildet. Ich habe in den »Florenreichen«[2]) zu zeigen mich bemüht, dass von den drei Hauptgruppen, die meiner Meinung nach die Vegetation der Erde jetzt bildet, nämlich die boreale, tropische und australe, die letztere die am wenigsten einheitlich gebildete ist. Die ganzen australen Länder besitzen nur wenige ihnen allen gemeinsame Charaktere, die zugleich den beiden anderen Hauptgruppen gegenüber als entscheidende Züge gelten könnten; die südlichen Ausläufer der grossen Continentalmassen besitzen von Afrika ostwärts über Australien nach Amerika viel mehr besondere Charaktere mit verwandten Anklängen in den Nachbarländern derselben Zone, die aber durch weite Meeres-

[1]) ENGLER's botan. Jahrbücher, Bd. I, pag. 418—419.

[2]) Geographische Mittheilungen, Ergänzungsheft 74, pag. 29—30.

räume getrennt sind. Zugleich erkenne ich mit ENGLER[1]) an, dass Hinweise vorhanden sind, nach denen die Flora der australen Länder sich aus den nördlich anstossenden Tropenfloren »gewissermaassen ausgeschieden hat.«

Meine Auffassung von der Herausbildung der Florenreiche ist daher in Kürze folgende, wobei ich für den Anfang auf pag. 189—190 verweise: Die jetzigen arktischen Länder haben mit der Herausbildung einer neuen Flora aus der allgemeinen gleichartigen begonnen und dadurch einen belebenden Impuls für die ganze Flora der Erde herbeigeführt. Dies war nur so lange möglich, als sich boreale Formen ungehindert bis zu den Südspitzen der grossen Continente verbreiten konnten. Im Tertiär war dies nicht mehr der Fall; damals, als die arktischen Länder in neue eigenartige Entwicklung längst eingegangen waren, die ihnen durch die vorhandenen Landverbindungen einheitlich gestaltet wurde, wich vor dieser nur noch die aus der älteren einheitlichen Flora in eigener Fortentwicklung gebildete »Tropenflora« mit der zunehmenden Differenzirung der Klimate langsam zurück. Zu der Zeit, als die arktischen Länder ihr neues einheitliches Gewand angelegt hatten, traf die Differenzirung der Klimate auch die Südspitzen der grossen Continente, die noch mit der alten einheitlichen Flora bevölkert waren. In jedem südlichen Continente bildete sich eine eigene, neue Vegetation, so wie dereinst zuerst in Grönland aus der Tropenflora sich eine neue, aber ganz andere Flora ausgeschieden hatte; diese neuen australen Vegetationen nahmen nordwärts an Ausdehnung zu, wie die ganz anders gestaltete arcto-tertiäre Flora südwärts; da jene aus gleichen (oder ähnlichen) Anfängen hervorgingen, konnten sie sich ähnlich weiter entwickeln; die Verschiedenheiten, welche zumal Neu-Seeland, Ost- und West-Capland, Ost- und West-Australien in sich tragen, und welche unter sich, der geographischen Configuration des (alten) Landes entsprechend, ziemlich parallel zu laufen scheinen, zeigen, was die Verschiedenheit der Landes-Bedingungen aus gleichen Anfängen hat machen können. Die australen Länder haben sich also isolirt weiter entwickelt. Der Austausch des einen australen Landes mit dem andern war wohl vorhanden, aber nicht im Geringsten so erleichtert wie in den borealen Gebieten; so kommt es, dass von den australen Gebieten das Capland und Australien die meisten local beschränkten Ordnungen des Pflanzensystems aufzuweisen hat: diese Ordnungen halte ich für solche verhältnissmässig jungen Alters, deren Ausbreitungsvermögen durch die sie treffende geographische Configuration verhindert war; nordwärts an die in ihrem Bereich mächtige, in neuer Fülle fortentwickelte Tropenflora anstossend, nach allen drei anderen Richtungen aber durch weite Meeresräume abgeschieden, konnten sie nur durch die immerhin seltenen Verschlagungen eine, einzelne Formen treffende grössere Verbreitung erhalten; ausserdem haben sie sich auf den Hochgebirgen der südlichen Hemisphäre auch über die Tropenflora ausgebreitet und begegnen hier oft den von Norden her verbreiteten Typen des arkto-tertiären Florenelements. Wenn man bedenkt, dass auf der nördlichen Halbkugel in den Mittelmeerländern, im wärmerem Ost-Asien und in Florida sich Uebergangsfloren zwischen der alten Tropenflora und der jüngeren arkto-tertiären Flora ausbildeten, die auch eine Reihe von Analogien besitzen, so erscheint der Charakter der isolirt oder in schwachem Austausch sich kräftig, einander analog, weiter entwickelnden australen Floren darnach verständlich; sie würden darnach an geologischem Alter älter sein als die im Pliocen sich zersplitternden borealen

---

[1]) A. a. O., pag. 329.

Floren, vielleicht schon seit dem mittleren Tertiär eine gewisse Selbständigkeit angenommen haben. — Wenn wirklich in dem Tertiär Europas (und anderer borealer Länder) sich fossile Formen ohne Zweifel identisch herausstellen sollten mit den Ordnungen, die jetzt als Eigenthümlichkeiten der australen Länder mit beschränktem Vordringen in die Tropenflora hinein gelten (also Proteaceen, Myrtaceen, Pittosporeen etc.), so würde ich deren Vorkommen in alten Zeiten nach Dyer's Theorie erklären und in ihnen Beweise für die ältere Gleichheit der Floren erblicken; doch würde es auffällig sein, wenn dies Ordnungen umfassen sollte, welche durch ihre hohe Organisation auf ein jüngeres geologisches Alter hinweisen, und hier würde Wanderung vom Süden über die tropischen Hochländer hinweg nach dem Norden anzunehmen sein, wie wir noch jetzt *Pelargonium* vom Cap über Abessinien zum Orient verbreitet finden. —

In dieser isolirten, aber analogen Weiterentwicklung der verschiedenen australen Floren liegt das Zugeständniss für die Annahme einer selbständigen Entstehung von Pflanzenformen (Sippen) die wir zwar für sehr verschieden unter sich, aber doch als zu derselben morphologisch abgegrenzten Ordnung zugehörig betrachten, an getrennten Orten. Diese Möglichkeit lege ich z. B. den Proteaceen bei, von denen fast alle Gattungen nach Continenten (Süd-Afrika, -Australien, -Amerika) stark verschieden sind und viele eine ausgezeichnete eigene Physiognomie besitzen, doch nicht verschieden genug, um besondere systematische Gruppen vom Ordnungsrange der die Stärke der Charaktere abwägenden Systematik zu bilden. Diese Ordnungen lasse ich also als polyphyletische, d. h. aus verschiedenem Ursprung zusammengesetzte, gelten, weil sie der gewöhnlichen Annahme von der Verbreitung jeder in sich abgeschlossenen Formengruppe von einem ursprünglichen Entstehungsorte aus widersprechen und als geographische Parallelformen unter einer systematischen Bezeichnung zusammengefasst werden; theilweise ist Engler in seinem Werke,[1]) welches zum ersten Male alle Fragen der geologischen Pflanzenentwicklung gesammelt oder neu aufgestellt hat, schon zu demselben Resultat gekommen, hat dasselbe jedoch mehr einzuschränken sich bemüht.

Wenn wir Dyer's Anschauung zu Grunde legen, nach welcher die Proteaceen vielleicht ebenfalls vom Norden her sich verbreitet und mit ursprünglich gleichen Formen die Erdoberfläche bedeckt haben, um sich endlich nur noch an wenigen Punkten, hauptsächlich am Cap und in Ost- und West-Australien, mannigfach weiter zu entwickeln, so könnte alsdann diese Ordnung ebenfalls auf gemeinsamen Ursprung zurückzuführen, also monophyletisch sein. Zu läugnen ist diese Möglichkeit nicht; aber sehr erzwungen scheint die Annahme, dass die überall gleiche Stammform sich zu *Leucadendron* und *Protea* in Süd-Afrika, *Grevillea* und *Dryandra* in Australien, *Roupala* im tropischen Amerika u. s. w. entwickelt haben sollte; denn ganze Gattungsgruppen von Proteaceen theilen immer das gleiche Vaterland, so dass es vielmehr den Anschein hat, als ob aus einander verwandten, aber doch gattungsmässig verschiedenen Stämmen sich die Proteaceen der verschiedenen Länder so entwickelt haben, dass für sie der Begriff einer einheitlichen Ordnung noch passend bleibt. (Vergleiche § 2 des zweiten Abschnitts dieses allgemeinen Theiles.)

Somit betrachte ich die gegenwärtige Tropenflora, welche sich selbst bei ihrer in den jüngeren Erdperioden erfolgten continentalen Abgeschlossenheit in eine mehrfach gegliederte paläotropische und eine mehr einheitliche neotropische hat differenziren müssen, als einen jüngeren Hauptstamm der alten einheitlichen Erdvegetation. Denn gerade in den Tropen haben zumal die alten Gymnospermen, sowohl Coniferen als Cycadeen, den jüngeren Systemgruppen von Mono- und Dikotylen, den Palmen- und immergrünen Laubwäldern, fast gänzlich weichen müssen und

[1]) Entwicklungsgeschichte der Florenreiche, Bd. II., pag. 321—322.

würden für uns ebenso ausgestorben und nur noch aus fossilen Resten bekannt sein wie etwa die Lepidodendreen, wenn sie nicht als jüngere Zweige des alten Coniferen-Stammbaums in geologisch jüngeren Gliedern im arkto-tertiären, und in alten Zweigen von Coniferen und Cycadeen im australen Florenelemente kräftig erhalten geblieben wären. — Auch das arkto-tertiäre Element, welches bisher als Einheit dargestellt wurde, hat diese Einheit schon nicht mehr in der Tertiärzeit besessen und hat daher ebenfalls zu einer Spaltung in verschiedene gut abgegrenzte Florenreiche geführt; während es bei Zunahme der klimatischen Verschiedenheiten gegen die sich ebenfalls spaltenden Tropenfloren südwärts vordrang und im Tertiär in entlegenen Gebieten verschiedene Specialformen annahm, schied sich bei der Zunahme der klimatischen Verschiedenheiten zum Schluss der Tertiär- und in der Quartärzeit ein neues Florenelement in ihm aus, das gegenwärtig »arktische«; dieses bildet den Florenbestand der nördlichen Länder, der nördlich-gemässigten Zone ohne jede Spur tropischen Mischlingscharakters, während die südlichen Länder derselben Zone eben jenes differenzirte arkto-tertiäre Element weiter ausgebildet haben und dabei zu grossen inneren Florenverschiedenheiten gelangt sind, entsprechend den Land- und Wassersperren. Gleichzeitig etwa mit der Ausscheidung des arktischen Elementes von dem alten arkto-tertiären, gleichzeitig also auch mit dem Beginn der Differenzirung der Flora in den Mittelmeerländern, Japan, Californien und Virginien, müssen sich die Differenzirungen in den australen Ländern vollzogen haben; schon früher muss in den Ländern der südlich-kalten Zone diese Umformung begonnen haben, die schliesslich in diesen Breiten zu einem kleineren Analogon der grossen arktischen Flora geführt hat.

(6. A. Blytt. —) Für die jüngsten Erdzeiten hat Axel Blytt eine in mehreren Schriften[1]) allmählich vertiefte Theorie aufgestellt, welche vom Verfasser selbst zwar zunächst nur für Norwegen in Anwendung gebracht ist und auch nicht ohne Weiteres auf andere Länder übertragen werden kann, aber doch ein Princip enthält, welches allgemeiner Würdigung für sämmtliche in rascherer Umformung oder Neugestaltung begriffene Floren, zumal solche jüngeren Alters, bedarf. Auch Hooker hat dasselbe als eins der wichtigsten zum Verständniss der Florenzusammensetzung nordischer Länder anerkannt.

Diese Theorie betrachtet die Umformungen, deren grosse Züge wir soeben besprachen, zum mindesten in der den pflanzengeographischen Untersuchungen besser zugänglichen Erdgeschichte seit dem Ende des Tertiärs, nicht als in gleicher Weise regelmässig fortschreitend, sondern als in Oscillation verursacht durch einen periodischen Klimawechsel. Dieser Klimawechsel scheint besonders seit der Eiszeit für Vollendung des Vegetationsbildes in den neu besiedelten Ländern wichtig gewesen zu sein.

Es scheint nöthig hier zum Verständniss dieser Klimaschwankungen die von Croll herrührenden Hypothesen zur Erklärung der Eiszeit kurz zu nennen; sie sind durch Geikie und Wallace für naturwissenschaftlichen Gebrauch vervollständigt und enthalten zugleich die Begründung der Oscillations-Schwankungen im Klima. — Die Umlaufsbahn der Erde als Ellipse, in deren einem Brennpunkt die Sonne sich befindet, bringt es mit sich, dass die Erde der Sonne bald näher, bald ferner steht; der Unterschied beider Entfernungen beträgt gegenwärtig 3 000 000 Meilen, und wir sind im gegenwärtigen Zeitraum in Sonnennähe, wenn der Südpol Sommer hat, in Sonnenferne zu

[1]) Essay on the immigration of the Norvegian Flora during alternating rainy and dry periods; Christiania 1876. — Die Theorie der wechselnden continentalen und insularen Klimate (in Engler's botan. Jahrbüchern, Bd. II., pag. 1—50, 1881), mit späteren Zusätzen und kritischen Bemerkungen,

Zeit des nordhemisphärischen Sommers. Da nun die Umlaufszeit der Erde in der Sonnennähe kürzer ist, so hat gegenwärtig der Südpol einen kürzeren Sommer als alle Nordländer mit Sommer in Sonnenferne, und zwar beträgt der Unterschied einige Tage. Dieses Verhältniss ist aber nicht dauernd; durch die »Präcession der Tag- und Nachgleichen« wird eine allmähliche Umkehr bewirkt, der zufolge die borealen Länder den langen Winter in Sonnenferne und den kurzen Sommer in Sonnennähe erhalten; diese Perioden, welche in steter Abwechslung bald die nördliche, bald die südliche Erdhälfte in Vorzug und Gegensatz zu einander bringen, sind auf 10500 Jahre berechnet; sie sind dauernd und also stetig in langen Zeiträumen wirksam. — Für die Eiszeit kommt nun noch folgendes Moment hinzu: der Unterschied beider Perioden ist augenblicklich nicht sehr beträchtlich (einige Tage), weil die Umlaufsbahn der Erde einem Kreise sich nähert; aber auch dieses Verhältniss ist veränderlich, und man hat berechnet, dass vor 210000 Jahren die Form der Erdumlaufsbahn einen Unterschied für Sonnennähe und Sonnenferne von 10½ Millionen Meilen besass, was in der Länge von Winter und Sommer damals einen Zeitunterschied von 28 Tagen bedingt hat. In jene Periode, wo zugleich die Präcession der Tag- und Nachtgleichen die Nordpolländer zur Winterszeit in Sonnenferne gestellt hatte, wo dieselben also fast einen Monat länger Winter hatten als die Südpolarländer, setzt man den Gipfelpunkt der Eiszeit, welche vor 100000 Jahren noch einen zweiten, weniger hohen Gipfelpunkt gehabt haben muss; zwischen den zwei Gipfelpunkten scheint sie nicht völlig verschwunden, sondern nur abwechselnd in Perioden von 10500 Jahren stärker und schwächer ausgeprägt gewesen zu sein, bis sie vor etwa 80000 Jahren dem gegenwärtigen Zustande wich. Uebrigens scheint zur Erklärung der Vergletscherung in West-Europa noch die Annahme einer veränderten geographischen Configuration nöthig: England mit dem Festlande verbunden, und ein Landrücken von Ost-Grönland über Island und die Faröer-Inseln bis gegen die Nordspitze Schottlands reichend. Weitere Einzelheiten gehören nicht hierher.

Blytt hat nun bei Untersuchung der norwegischen Torfmoore einen Wechsel von Sumpfmoos- und Waldschichten gefunden, der sich auf wiederholten Wechsel von feuchteren (kühleren) und trockneren (wärmeren) Klimaperioden zurückführen zu lassen schien; eine aufmerksame Betrachtung der Verbreitungsverhältnisse der einzelnen Pflanzenarten Norwegens nach localen Wachsthumsbedingungen und Häufigkeit schien ihm so sich erklären zu lassen, dass bei jedem Klimawechsel eine andere Art von Gewächsen in Norwegen besondere Ausbreitung gefunden hätte. — Was nun etwa die Perioden von 10500 Jahren in jedem Lande, in dem sie zur Wirkung kommen, für Erfolge haben können, ist in jedem Falle einzeln zu untersuchen, und Missverständnissen gegenüber hat sich Blytt ausdrücklich dagegen verwahrt[1]) die von ihm für Norwegen gefundenen Resultate ohne weiteres auf die übrigen nördlichen Länder zu übertragen; auch hat er selbst nicht jene Croll'sche Periode von 10500 Jahren von Anfang an zur Induction für seine Untersuchungen genommen. Kennen wir aber diese Perioden, und wissen wir andererseits aus verschiedenen Untersuchungen, dass seit der Eiszeit in einzelnen nördlichen Ländern ein periodischer Florenwechsel stattgefunden hat, so ist diese oscillirende Klima- und Florenschwankung als letzter Umformungsfaktor der Floren allgemein in Betracht zu ziehen.

Von besonderer Wichtigkeit für die Anschauungen von den jüngsten Veränderungen der Vegetation der Erde ist auch noch die Entscheidung der Frage, ob seit der Eiszeit überhaupt eine Veränderung im Bestande der Arten stattgefunden habe, oder ob seitdem ein derartiger Entwicklungsstillstand eingetreten sei, dass höchstens seitdem Arealverschiebungen hätten stattfinden können. Diese Frage ist von Nägeli sehr anschaulich behandelt,[2]) welcher aus ihm sehr genau

[1]) Kosmos 1884, I. Band, pag. 254, in einer Erwiederung gegen Cl. König.

[2]) Sitzungsber. d. königl. bayr. Akad. d. Wiss., math.-phys. Classe, 1. Febr. 1873. pag. 190 bis 198.

bekannten Pflanzenformen (Hieracien) und ihrer Vertheilung an den verschiedensten Standörtern in den Alpen ableitet, dass die Formen, seit sie dort beisammen wohnen, sich verändert haben; die letzte grosse Verschiebungsperiode der Areale aber, in der die Mehrzahl der borealen Arten ihre heutigen Plätze erhielt, war eben die Eiszeit. — Auch ich halte an einer fortdauernd thätigen Transmutation fest und lege daher den Untersuchungen Blytt's nicht nur für den Wechsel der Standorte in kleinerem Maasse, sondern auch für die fortdauernde Umformung der Arten ebenfalls im kleineren Maasse grosses Gewicht bei. — Aus Vergleichen paläontologischer Reste der Eiszeit (Blätter in Glacialthonen) mit denselben Pflanzen der Jetztzeit geht übrigens hervor, dass mit diesen wenigen uns von jener Periode erhaltenen Pflanzen keine bedeutende morphologische Aenderungen vor sich gegangen sind — denn man erklärt in ihnen unsere heutigen Arten als identisch zu beobachten.

Entstehung von Lücken im System und Areal. — Die grossartigen Veränderungen, welche im Laufe von Perioden mit den gesammten Bedingungen des organischen Lebens vor sich gegangen sind, zumal grosse geologische Umwälzungen plötzlicher und durchgreifender Art, wie Entstehung von Gebirgen als starker Wetterscheiden und Isolirung bestimmter Festlandsstücke zu Inseln, müssen, wie sie einerseits die Umänderung der bestehenden Organismen hinsichtlich ihres Habitus und ihrer Heimat bewirkten, andererseits das Verschwinden ganzer Gruppen früher oder später zur Folge gehabt haben, da nicht alle gleich existenzfähig sein konnten. Die mangelnde Existenzfähigkeit mag auf viele Einzelgründe zurückzuführen sein; es ist kaum im einzelnen bei gewissen Arten der jetzigen Flora nachzuweisen, welche man ihr Areal in der freien Natur allmählich verringern sieht, warum dies geschieht; der allgemeinste und hauptsächlichste Grund liegt in dem gegenseitigen Druck der Arten, der sich mit der Vervielfältigung der Formen stetig vergrössern muss und nach Darwin's Principien die schwächeren der Concurrenten beseitigt; wenn diese dann nicht ein anderes, für sie günstigeres neues Heimatland finden, so verschwinden sie aus der Zahl der lebenden Arten, während jüngere und entwicklungsfähige Glieder desselben Stammes erhalten bleiben.

Die Systematik, welche die weitere Fortentwicklung der alten Pflanzenformen bis zu ihren gegenwärtigen Formenkreisen zu untersuchen und darnach sich ein Bild ihrer Verwandtschaftsverkettungen zu entwerfen hat, muss daher mit diesen grossen eingerissenen Lücken rechnen; sie kann nicht erwarten, die Abstammung aus dem jetzt lebenden Pflanzenreich auch nur einigermaassen rein zu erkennen. Wenn nicht der Zufall dafür entscheidend gewesen wäre, ob alte Pflanzenformen zur Versteinerung haben gelangen können, so müsste man in der fossilen Pflanzenwelt die Ausfüllung zu den vorhandenen Lücken finden; wirklich ist dies auch in einigen Fällen von grösserer Wichtigkeit geschehen, aber bei der oft betonten Unzulänglichkeit des fossilen Materiales für die praktische Systematik, welche mit Abdrücken einzelner Blätter nicht viel auszurichten vermag, ist sogar in den Fällen, wo verbindende Gruppen fossil erhalten sind, der Werth, den sie für die gehoffte Verbindung besitzen, oft nur gering oder gar nicht zu erkennen.

Hinsichtlich der Erhaltung einzelner, vom neuesten Typus der Vegetation der Erde abweichender Organisationen bis zur Jetztzeit lässt sich an sich schon annehmen, dass sie am ehesten in solchen Ländern wird stattgehabt haben können, wo ihnen durch Ausschluss neuer und sehr kräftiger Concurrenten die Fortpflanzung erleichtert blieb. Dies ist am meisten der Fall in oceanischen Insel-

gebieten, oder an abgerissenen Bergsystemen grösserer Inseln in der Nähe der Continente, seltener auf continentalen Bergsystemen, wo durch eine Vereinigung günstiger Umstände die Einwanderung neuer Lebewesen ausgeschlossen oder verringert war. Zu gleicher Zeit sind natürlich solche abgeschlossene Gebiete befähigt, aus den auf sie beschränkten und vor fremden nivellirenden Einflüssen bewahrten Organismen in deren eigener Fortentwicklung etwas höchst Eigenartiges zu machen.

Dies scheint z. B. der Fall zu sein mit den Bäumen aus der Ordnung der Compositen. Obgleich diese Ordnung einem jüngeren Dikotylen-Stamme angehört und sich mit grosser Wucht fast auf dem ganzen Erdbereich ausgedehnt hat, so scheint sie mit ihren baumartigen Formen nur wenig Glück zu haben; es ist nun schwer zu entscheiden, ob in der jüngeren Tertiärzeit vielleicht mehr Compositen-Bäume existirt haben, von denen einige Ueberbleibsel auf tropischen Inselgebieten erhalten geblieben sind, oder ob die abgeschlossenen Lebensbedingungen derselben eine baumartige Entwicklung der Compositen erst hervorriefen: jedenfalls haben diese Inseln uns bis auf den heutigen Tag solche Compositen-Bäume aufbewahrt, aber dieselben zeigen sich nicht sehr widerstandsfähig im Kampfe mit in jüngster Zeit durch den menschlichen Verkehr eingeführten Pflanzen, die aus Continental-Gebieten stammen; so sind sie z. B. auf St. Helena ausgestorben oder nur noch kümmerlich erhalten. — Ich finde von diesen merkwürdigen Compositen eine Zusammenstellung BRICKHAM's[1]), »welche indess keinen Anspruch auf Vollständigkeit erhebt«: Von den baumartigen Compositen, welche 25 Fuss Höhe überragen, sind nur 4 bekannt, *Vernonia celebica, V. Blumeana, Synchodendron ramiflorum* (50—60 Fuss hoch) und *Melanodendron integrifolium.* Die ungefähr 20 Fuss Stammhöhe erreichenden sind folgende: *Brachyglottis* (Neu-Seeland), *Microglossa altissima* (Madagaskar), *Commidendron* (5 Arten, St. Helena), *Petrobium* (St. Helena), *Lachanodes* (3 Arten, St. Helena), *Robinsonia,* (4 Arten, Juan Fernandez), *Rea* (7 Arten Juan Fernandez), *Raillardia* (4 Arten Sandwich-Inseln), *Hesperomannia* (Sandwich-Inseln). — Hohe Sträucher von Compositen finden sich übrigens vielfach in den australen Florenreichen, und diese sind in unseren Kalthäusern der botanischen Gärten oft in Cultur.

Wenn eine Art oder Gattung, zumal eine jüngere an geologischem Alter, unter günstigen Umständen sich in einem zusammenhängenden Ländergebiete entwickeln kann, so wird sie eine stets wachsende Ausdehnung ihres Areals erhalten, bis zu einem ihr durch die Concurrenz mit ihren Nachbarn gebotenem Maximum. In diesem vermag sie sich vielleicht längere Zeit stillstehend zu behaupten, ohne dass der Zusammenhang des von ihr besetzten Ländergebietes wesentlich durchbrochen wäre (man denkt natürlich überhaupt nur an eine zerstreute Besetzung der nahe beieinander gelegenen möglichen Standorte), und man spricht alsdann von einer vollendeten »Continuität ihres Areals«. Die ganze Besetzung des grossen Ländergebietes kann nicht unausgesetzt so bleiben; entweder muss die so ausgebreitete Art (oder Gattung) unter wechselnden Verhältnissen in mehrere Arten (Gattungen) zerfallen, oder fremde, d h. nicht zu ihrem eigenen Stamm gehörige Concurrenten erhalten ein Uebergewicht. Diese nun können allerdings von den Grenzen des grossen continuirlichen Areals aus die zuerst betrachtete Art einschränken; oft aber — und das letztere scheint viel häufiger der Fall zu sein — werden sie das grosse Areal durchbrechen, grosse Lücken hineinreissen, bis vielleicht die ursprüngliche Art an einer grösseren oder kleineren Zahl weit von einander entfernter Standorte übrig geblieben ist, die noch den Gesammtumfang der früheren grossen Ausbreitung zeigen: alsdann spricht man von einer »Discontinuität des Areals«.[2])

Beispiele der letzteren sind vielfach in den Standorten arktischer Pflanzen in den Ländern des nördlichen Florenreichs zu finden. Man nimmt an, dass diese Glacialpflanzen durch die

[1]) In den Memoirs of the Boston Soc. Nat. Hist., Bd. I, pag. 528.

[2]) WALLACE, Island Life, pag. 63.

Verhältnisse der Eiszeit begünstigt eine grosse, und wohl ursprünglich ziemlich zusammenhängende Ausdehnung gewonnen haben, bis dann bei Rückgang der Vergletscherung die kräftigere Waldvegetation die Discontinuität ihrer gegenwärtigen weit entlegenen Erhaltungsplätze bewirkte.

Endemische Formen. — Aus dem Vorstehenden ergiebt sich von selbst, dass eine Art, Gattung, Ordnung von Pflanzen, welche einstens eine grosse Ausdehnung besass, aber in der grössten Masse ihrer Repräsentanten vernichtet wurde, nicht da, wo sie zuerst entstanden war, ihre letzten Standorte zu behaupten braucht; es ist sogar viel wahrscheinlicher, dass ihre letzte Behauptungsstation nicht ihre Bildungsstätte ist. Wir bezeichnen dann das Ländergebiet (Bergkette, Insel, Inselreich, Florenreich), in dem sie sich noch vorfindet, als ihr Erhaltungsgebiet. An genau derselben Stelle kann für eine andere Form (Art, Gattung, Ordnung) das Entstehungsgebiet sein; die äussere Erscheinung ist immer dieselbe geographische Beschränktheit, obgleich sie im einen Falle das Ende einer längeren Entwicklung, im anderen den Beginn ausdrückt, und es ist gegenwärtig oft, sogar meistens, nicht möglich, zwischen diesen beiden Fällen die richtige Entscheidung zu treffen.

So kann man z. B. an sich nicht von den auf das Capland und von den auf das südwestliche Australien beschränkten Ordnungen sagen, ob sie dort entstanden seien ohne Vermögen, sich weiter auszubreiten, oder ob sie dort die letzte Zufluchtsstätte aus einer längeren Geschichte von Wanderungen gefunden haben. Aus allgemeinen, oben angegebenen Gründen (vergl. pag. 199) entscheide ich selbst mich dafür, sie als neue dort entstandene Ordnungen zu betrachten.

In jedem Falle hat man nun auf das beschränkte Vorkommen von Arten, noch mehr auf das von Gattungen, am allermeisten auf das von Ordnungen grosses Gewicht zu legen und in dem isolirten Vorkommen etwas Charakteristisches für das betreffende Ländergebiet zu suchen. Man bezeichnet die auf dasselbe beschränkten Formen als dort »endemisch«, muss aber zuvor angeben, wie weit man den Begriff des Endemismus ausdehnen will. Das Natürlichste und wissenschaftlich Richtigste wäre, ihn auf die durch natürliche Schranken in der Gegenwart abgegrenzten Ländercomplexe mit einheitlicher Entwicklung, die ich als »Florenreiche« und deren Unterabtheilungen ich als »Florengebiete« bezeichne, zu beziehen, wenn es nicht so schwierig wäre, deren Grenzen allgemeingültig festzusetzen. Oft sind auch die Standorte viel beschränkter, als der Raum eines Florengebietes reicht; auf den zu einem solchen gerechneten Sunda-Inseln, in den verschiedenen Inseln und Halbinseln der ebenfalls ein natürliches Gebiet bildenden Mittelmeerländer sind zahlreiche Arten endemisch. Es ist also in jedem einzelnen Falle zu bestimmen, wie eng man das Areal wählen will, um in ihm endemische Arten, Gattungen oder höhere Gruppen zu zählen. Wählen wir die Areale sehr gross, zerfällen wir z. B. alle Festländer und Inseln nur in die 3 Hauptgruppen boreal, tropisch, austral, so sind fast alle Pflanzen-Arten in einer dieser Hauptgruppen »endemisch«; wählen wir die Areale sehr klein, vergleichen wir z. B. kleine Inselfloren mit einander, so kann nur unter ganz besonderen Umständen die Zahl der Endemismen beträchtlich ausfallen.

Es wird somit aus allem Gesagten klar hervorgegangen sein, was in der Gegenwart aus der einst so sehr gleichmässigen Vertheilungsweise gleichartiger Pflanzen auf der Erdoberfläche für eine specialisirte Anordnung differenzirter Formen hervorgegangen ist. Auch bei grosser Aehnlichkeit des Gesamtausdruckes einer Naturscenerie, wie vielleicht in Japan und Kalifornien, am Amazonenstrom und Niger, in Tasmanien und Valdivien, sind die Unterschiede der Vegetation durchgreifend, sobald wir ihre systematischen Charaktere untersuchen, d. h. sobald

wir die specielle Entwicklungsgeschichte aller in diesen verschiedenen Ländern vereinigten Pflanzenarten verfolgen wollen. Das letztere können wir nicht ausführen, aber die Resultate dieser verschieden abgelaufenen Entwicklungen haben wir in den »systematischen Charakteren« vor uns, und diese sind unzertrennlich mit bestimmten geographischen Abschnitten der Erde verbunden. Das aber zu zeigen und in den Grundzügen zu erläutern sollte hier versucht werden.

II. Abschnitt:

Der Ursprung und die Veränderung der Arten und höheren Systemgruppen unter geographischen Bedingungen.

In den der Auseinandersetzung descendenztheoretischer Ableitungen gewidmeten Werken findet der Leser ausführlich alles das zusammengetragen, was an äusserlichen, die Lebensbedingungen enthaltenden und verändernden Faktoren einerseits und an inneren Eigenschaften der sich sexuell fortpflanzenden Organismen andererseits zur Veränderung der Arten im Laufe der Zeiten beitragen kann und die Differenzirung des Pflanzensystems schliesslich, unserer gegenwärtigen Kenntniss der Sachlage nach, zu Stande gebracht hat. Bei der inneren Verbindung, die zwischen systematischer Gruppe und Entwicklung in einem bestimmten Florenreich besteht, sind für uns diejenigen Züge kennen zu lernen nothwendig, welche diesen Zusammenhang ordnen und ihn methodisch zu behandeln erlauben; diese Züge pflegen auch in den eigentlich »darwinistischen« Büchern nur in grösster Allgemeinheit dargestellt zu werden. — Es folgt daher hier eine Auseinandersetzung, welche nach eigentlich pflanzengeographischer Methode ihr Material fast nur aus der lebenden Pflanzenwelt schöpft und nur da, wo möglichst sichere paläontologische Thatsachen vorliegen, auf die letztvergangenen Erdperioden zurückgreift. Es handelt sich also hinsichtlich des realen Bodens der Thatsachen hier zumeist nur um Darlegung der geringfügigen Umänderungen der Organisation, welche man gegenwärtig durch ziemlich sichere Schlüsse hat verfolgen können, und sie sollen nur ein Bild geben, welches vergrössert und von Varietäten auf Arten, von Arten auf Gattungen und Ordnungen übertragen den Lauf der Erdgeschichte von Periode zu Periode darstellen würde.

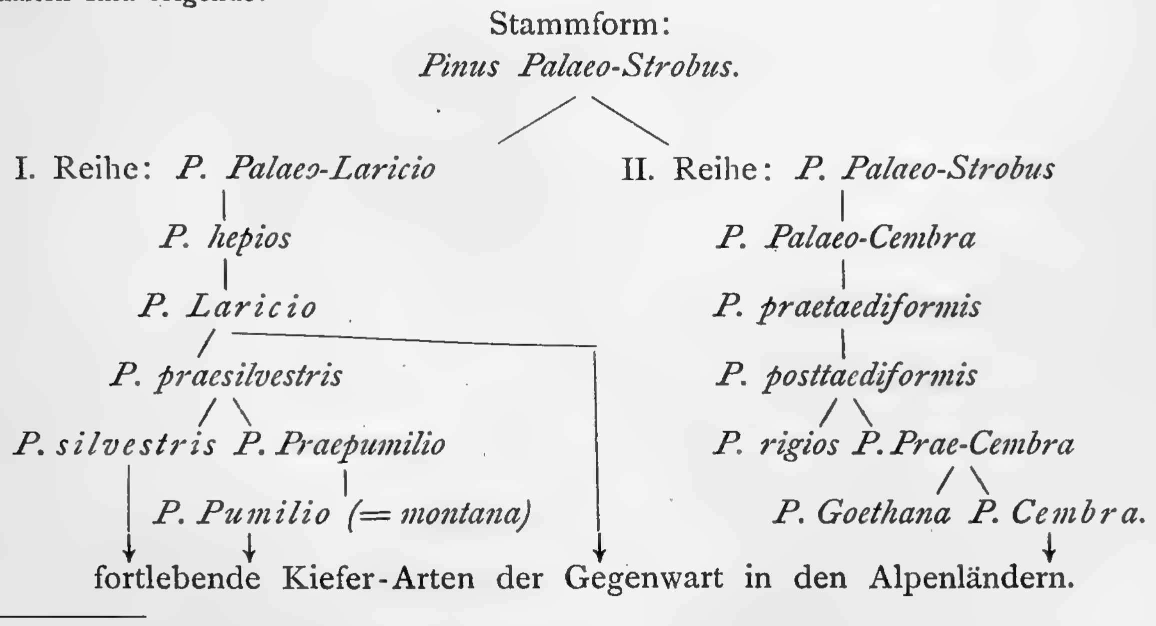
§ 1. Das Heraufreichen von Tertiär-Arten bis zur Gegenwart. — Die im ersten Abschnitt als Grundlage hingestellte ununterbrochene Weiterentwicklung des Pflanzenreichs in stetig zunehmender morphologischer Differenzirung und geographischer Specialisirung lässt es als wahrscheinlich erscheinen, dass an einzelnen günstigen Stellen aus den letztvergangenen Perioden der Erdgeschichte sich einzelne Arten bis zur Jetztzeit erhalten haben werden, welche zugleich entweder in denselben oder in geographisch verwandten Ländern durch glückliche Umstände uns im fossilen Zustande aus jenen letztvergangenen Perioden erhalten sind. Im Allgemeinen schon spricht der Umstand für einen solchen engen Anschluss der Gegenwart an das jüngere Tertiär, dass so viele Tertiärpflanzen sehr ähnliche Verwandte in der Gegenwart besitzen; aber es sind auch wirklich einzelne Fälle bekannt, wo mit Rücksicht auf den schwankenden Artbegriff einerseits und auf die ungenügende Erhaltung fossiler Pflanzenreste andererseits die Meinung vollberechtigt ist, dass einzelne Tertiärpflanzen sich ziemlich constant in ihren an Zweigen, Blättern und Früchten festgestellten Merkmalen bis zur Gegen-

wart erhalten haben, mit oder ohne grosse Veränderung hinsichtlich ihres Wohngebietes in der alten Zeit und Gegenwart.

Die Coniferen haben eine Reihe solcher Pflanzen geliefert: *Taxodium distichum*, jetzt nur noch in dem virginischen Gebiet des mittleren nordamerikanischen Florenreichs einheimisch, ist fossil in Mittel-Europa (z. B. in Böhmen), Japan und in neuerer Zeit in der miocenen Flora von Nord-Canada[1]) am Mackenzie unter 66° nördl. Br. (»*Taxodium distichum, var. miocenum*«) gefunden, ohne dass man Grund hätte, die alte Species von der gegenwärtig lebenden zu trennen; *Gingko biloba (Salisburia adiantifolia)* lebt jetzt im gemässigten China, hat aber im Miocen von Italien und Sachalin einen nahezu identischen Vorgänger, wenngleich er auf gewisse Unterschiede in der Blattform hin als *G. adiantoïdes* einen eigenen Artnamen erhielt.

Für andere Arten jetzt lebender Coniferen hat man im Tertiär andere Stammformen desselben Typus erkennen können, deren Form allmählich immer mehr die der Gegenwart geworden ist. So hat sich Ettingshausen bemüht, den Ursprung der in Oesterreich einheimischen Kiefernarten *Pinus Laricio, silvestris, montana* und *Cembra* als aus einer einzigen tertiären Stammart entsprungen zu schildern, und wenn dies durch nachfolgende Untersuchungen im ganzen Umfange bestätigt wird, so haben wir damit einen andern wichtigen Fall des Heraufreichens jetztlebender Arten in gemeinsamer Zurückführung auf eine verschwundene (ähnliche) tertiäre Stammart in gleichem Heimatlande gewonnen.

In jener Abhandlung[2]) wird der Zusammenhang der Arten durch die Uebergänge sowohl in Nadeln als Samen, Blüthenkätzchen und Zapfen unabhängig von einander dargestellt und durch Lichtdruck-Darstellungen veranschaulicht; das Alter der in diesem Falle genau bekannten Schichten giebt den Leitfaden für die hypothetische Fortentwicklung. In den ältesten Tertiärschichten zu Häring kommt nur die Hauptstammform *Pinus Palaeo-Strobus* vor, welche sich in den jüngeren Schichten in zwei Reihen spaltet, deren eine die Kiefern mit 2 Nadeln, die andere die mit 3—5 Nadeln in einer Scheide sitzend enthält; diese Reihen werden nun in steter weiterer Folge in den jüngeren Tertiärschichten Steyermarks zu Leoben, Schönegg, Parschlug und Croatiens zu Podsused beobachtet. Die beiden von der ältesten Kiefer abgeleiteten Reihen, die des Beispiels wegen merkwürdig sind und in gesperrter Schrift die noch jetzt lebenden Arten enthalten sind folgende:



[1]) Heer, Flora fossilis arctica, Bd. 6, Abth. 1. Zürich 1880; und Proceedings Roy. Soc. Bd. 30, No. 205.

[2]) Denkschriften der Wiener Akademie d. Wiss., math.-naturw. Cl. Bd. 38, 17. Mai 1877.

Von Dikotylen liegen, um einige Beispiele auszuwählen, alte Funde für das Hinaufreichen jetziger Arten in das Tertiär, mit geringen oder gar keinen Veränderungen, für Cupuliferen vor; die Edelkastanie Europa's und Nord-Amerika's, die schon durch ihr getrenntes Vorkommen in den südlichen Breiten dieser beiden Länder auf ein höheres Alter mit weiterer Verbreitung und Herwanderung vom Norden schliessen lässt, hat in den tertiären Braunkohlen Europas und Japans eine höchst ähnliche Pflanze, welche allerdings von ETTINGSHAUSEN nach dem Material von Leoben nach »unveränderlichen Kennzeichen in der Frucht« als besondere Art *Castanea atavia* aufrecht erhalten wurde, während deren Form und Adernetz der Blätter sich durchaus nicht von der jetztlebenden Art *Castanea vesca* unterscheiden lässt;[1]) zwei andere Kastanien-Arten *(C. Ungeri* und *C. Kubinyi)* betrachtet ETTINGSHAUSEN als nachweislich in genetischem Zusammenhange von *C. atavia* zu *C. vesca* herüberleitend, doch sind jene beiden wiederum einander und der jetztlebenden Form so ähnlich und nur durch so kleinliche Blattmerkmale unterschieden, dass HEER und NATHORST[2]) sie unbedenklich mit *Castanea vesca* vereinigen zu müssen erklären, vorausgesetzt, dass nicht später noch trennende Fruchtmerkmale entdeckt werden sollten. Es kommt in der Endaburtheilung über solche mangelhafte Reste wesentlich darauf an, ob der dieselbe untersuchende Forscher Neigung hat, die fossilen Tertiärarten als etwas abweichendes von dem Typus der Gegenwart zu erklären, oder im Gegenteil als mit demselben im Anschluss stehend; je nach dieser Neigung wird die Zahl der noch jetzt lebenden Tertiärarten kleiner oder grösser dargestellt werden.

Aehnlich wie der Kastanie geht es der Buche; sie lebt in sehr ähnlichen Formen, welche als nahe verwandte Arten gelten, in den gemässigten nördlichen Ländern; eine Art *(Fagus silvatica)* lebt in Mittel-Europa; Ost-Europa und Sibirien ist vom Areal der Gattung ausgeschlossen; dann besitzt Japan Buchen (die länger bekannte *F. Seiboldi*, dazu eine neu auf dem Fuji-no-yama entdeckte Art *F. japonica*), endlich Nord-Amerika in seinen der atlantischen Küste zugewendeten Staaten eine vierte sich eng an vorige anschliesende Art *F. ferruginea.* Zahlreiche fossile Buchenfunde liegen nun aus dem jüngeren Tertiär dieser Länder vor, und obgleich man eine Reihe von Arten unterschieden hat, ist doch den erhaltenen Resten nach kaum zu zweifeln, dass dieselben systematisch unter einander und mit den jetzt lebenden Arten in sehr naher Verbindung gestanden haben; man erkennt dies schon daraus, dass verschiedene Paläontologen über die Artbestimmungen jener fossilen Reste (Blätter) getheilter Meinung sind, denn in solchen Fällen liegt immer eine nahe Verwandtschaft den Ansichtsverschiedenheiten zu Grunde. *Fagus Deucalionis* ist eine solche ältere europäische Tertiärbuche, welche ETTINGSHAUSEN auch in Japan annimmt, während NATHORST[3]) diese japanesische Blattform einfach als *Fagus ferruginea fossilis* bezeichnet und auch die zweite japanische Art *F. japonica* im jüngeren Tertiär Japans wieder erkennt. *Fagus Feroniae* wird von ETTINGSHAUSEN als Stammart der europäischen *F. silvatica* angesehen, welche letztere aber auch selbst schon in den Braunkohlen von Tour-du-Pin in Begleitung der Platane als »*Fagus silvatica pliocena*« mit Blättern ganz

---

[1]) Sitzungsberichte der Wiener Akademie, I. Abtheilung Bd. 15, Februar 1872.

[2]) Bihang till Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 9, Nr. 18, pag. 16—17.

[3]) Geologiska Föreningens in Stockholm Förhandlingar, Bd. 5, Nr. 12, pag. 539—551. Bidrag till Japans fossila Flora in Vega-Expedit. Vetenskapliga Jakttagelsor, Bd. 2, pag. 121 bis 225.

wie jetzt auftritt und in den oberhalb dieser Braunkohlen lagernden Pliocenschichten in West-Europa allgemein geworden zu sein scheint.[1])

Diese mit Absicht aus unseren wichtigsten europäischen Waldbäumen gewählten Beispiele zeigen deutlich den Uebergang einzelner Arten aus dem jüngeren Tertiär durch die Glacialperiode hindurch bis zu den nach derselben neu angeordneten gegenwärtigen Floren; noch deutlicher ist ein direkter Anschluss aus NATHORST's unten angeführten Untersuchungen des japanischen Tertiärs für dieses letztere Florengebiet hervorgegangen, wo auch gegenwärtig eine viel grössere Mannigfaltigkeit von Bäumen herrscht. *Zelkova Keaki*, eine berühmte Ulmacee der Japaner und Charakterbaum des Landes, ist in ganz gleichen Blattabdrücken des jüngeren Tertiärs über einer *Planera* des älteren Tertiärs aufgefunden, ebenso *Ostrya virginica*, ein Wallnussbaum *Juglans Sieboldiana*, eine Lauracee *Lindera sericea*, eine Euphorbiacee *Excoecaria japonica*, zwei Styraceen *Styrax Obassia* und *japonicum*, *Liquidambar formosana* (jetzt in China und Formosa lebend), die Philadelphee *Deutzia scabra*, die Anacardiacee *Rhus Griffithii*, *Meliosma myriantha*, ein Ahorn *Acer pictum*, ein Faulbaum *Rhamnus costata*, eine Weinart *Vitis labrusca*, die Rutaceen *Zanthoxylum ailanthoides* und *Dictamnus Fraxinella*, eine Tiliacee *Elaeocarpus photinifolia*, eine Ternstroemiacee *Stuartia monadelpha* und viele andere Arten, welche zwar charakteristische Verschiedenheiten zwischen den fossil erhaltenen Resten und entsprechenden Stücken der lebenden Pflanzen zeigen, sich aber immerhin als in den allernächsten Beziehungen stehend erweisen. Ich habe diese grosse Zahl aus verschiedenen Ordnungen angeführt, um zu zeigen, dass, wenn auch bei der Mannigfaltigkeit palaeontologischer Reste in einem oder anderen Falle die Bestimmung unsicher gewesen sein sollte, doch durch die grosse Masse die Sicherheit des unmittelbaren Anschlusses vom Tertiär bis jetzt durch unveränderte oder nahezu unveränderte Arten gewährleistet wird.

Ungleiches Alter der Arten. — Diesem unmittelbaren Anschluss, aus dem ein, geologisch betrachtet zwar immerhin noch geringes, doch in Jahren ausgedrückt sehr hohes Alter gewisser Arten mit ziemlich unveränderten morphologischen Charakteren hervorgehen muss, stehen nun pflanzengeographische Wahrnehmungen gegenüber, welche für andere Arten ein sehr viel geringeres Alter herleiten lassen, obgleich es in letzteren Fällen meist nicht möglich ist, die Jahreszahl annähernd auch nur in Perioden nach zehntausenden zu bestimmen. Es giebt nämlich viele Gattungen im nordischen Florenreich, welche durch die Wirkungen der Glacialzeit weit über die nördlichen Gegenden und Hochgebirge Europa's, Asiens und Nord-Amerika's — vermuthlich als gleiche Stammformen verbreitet — nun an den entlegenen Stellen dieses weiten Länderkreises in ähnlichen Arten vorkommen und welche bei aller auf gemeinsame Abstammung hinweisenden inneren Verwandtschaft doch immerhin mit Recht als »specifisch verschieden« gelten können. Beispiele solcher Gattungen liefern viele Arten von *Saxifraga, Carex, Salix.* Die verwandten Arten dieser Gattungen müssen ein jüngeres Alter haben. — Andererseits sehen wir in einheitlich geographisch beanlagten Gebieten, wie in den innerasiatischen Steppen und Wüsten und in denen Nord-Amerikas, in dem erst seit der Tertiärperiode entstandenen Gebiet des Amazonenstromthales, in den argentinischen Pampas von ebenfalls jung-geologischem Alter, eine Fülle nahe verwandter Arten neben einander bestehen, welche noch so ungeordnet hinsichtlich ihrer morphologischen Charaktere und ihrer räum-

[1]) SAPORTA, Die Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen, pag. 318.

lichen Abgrenzung zwischen einander gemischt wachsen, dass man für den Standpunkt des Descendenztheoretikers, der die Artenumbildung zu ergründen sucht, hier Beispiel auf Beispiel herausfinden kann, und dass der Systematiker grosse Mühe mit der Abgrenzung der einzelnen Arten dieser formenreichen Gattungen aus allen möglichen Ordnungen hat, welche — so zu sagen — noch nicht immer richtig fertig geworden sind. Diese Andeutungen, welche alsbald noch näher ausgeführt werden, mögen hier einstweilen genügen zur Ableitung der wichtigen Thatsache, dass die jetzt neben einander auf der Erde lebenden Arten ein sehr ungleiches Alter besitzen. Mit dem Alter hängt auch nicht einmal die Festigkeit der morphologischen Charaktere zusammen; die oben betrachteten Buchen Europas, Ost-Asiens und des östlichen Nord-Amerika's haben nachweislich ein höheres Alter als viele der Arten, die wir erst als nach der Eiszeit herausgebildet ansehen müssen, aber sie sind in ihren specifischen Merkmalen nicht etwa stärker ausgebildet als viele Saxifragen, *Carex*, *Salix*-Arten; in derselben Gattung sogar scheint bei gleichem Alter verschiedener Arten eine Herausbildung fester specifischer Merkmale bald rasch, bald langsam vor sich zu gehen, so wie es die Umstände mit sich bringen. Die Gründe dafür zu untersuchen gehört nicht hierher, sondern in den Rahmen der speculativen descendenztheoretischen Betrachtungen an sich; es lassen sich ja überhaupt über die Gründe nur Vermuthungen aufstellen, die zu dem Wesen der Sache nicht viel beitragen; uns genügt die Thatsache, dass die jetzige Vegetation der Erde hinsichtlich ihrer geschichtlichen Entwicklungsdauer nichts weniger als einheitlich organisirt ist.

§ 2. Mono- oder polyphyletische Entstehung einer Pflanzensippe[1]) (Art, Gattung, Ordnung). — Es ist nun hier die sehr schwierige Frage nach der »Einheit der Entstehungscentren« zu erörtern, welche zuerst oben (pag. 200) kurz berührt und für wohlumgrenzte Sippen vom Ordnungsrange (Proteaceen) so beantwortet war, dass keine Nothwendigkeit für die Annahme einer Entstehung derselben in einem wohl umgrenzten Heimathlande in allen Fällen vorliege. Diese Frage wurde dagegen bis in die jüngste Zeit allgemein so beantwortet, es dürfe gar kein Zweifel vorhanden sein, dass die Entstehung einer und derselben Art, Gattung oder Ordnung (— höher hinauf braucht die Frage für unsere Zwecke nicht zu gehen —) nur an einer Stelle möglich sei. Die erste mir bekannte sachgemässe Einschränkung dieser Antwort, die ja für viele Betrachtungen recht bequem war, hat ENGLER[2]) veranlasst, indem er die Pflanzensippen (z. B. Gattungen) eintheilt in mono- und polyphyletische, die er zugleich »natürliche« und »unnatürliche« nennt. Für die monophyletischen natürlichen Sippen erkennt ENGLER die Einheit des Ausgangspunktes, von dem aus das später unbestimmt gross gewordene Areal erfüllt wurde, an, nicht aber für die polyphyletischen unnatürlichen. Da aber letztere von der classificirenden Systematik mit allen Mitteln, die sie in der Vergleichung der morphologischen Charaktere besitzt, eben deswegen zu einer

[1]) Ich wiederhole hier zur Erklärung des Wortes »Sippe« eine Anmerkung NÄGELI's in dessen Mechanisch-physiologischer Theorie der Abstammungslehre, pag. 10: »Es mangelt in der Wissenschaft ein Wort, welches kurz das, was ich früher »systematische Einheit« genannt habe, also eine grössere oder kleinere Zahl von verwandten Organismen bezeichnete. Man gebraucht dafür wohl die Ausdrücke »Form« oder »Gruppe« oder selbst »Art«; dieselben werden aber oft zweideutig und für Zusammensetzungen unbrauchbar. Unter Sippe verstehe ich also jede systematische Einheit: Rasse, Varietät, Art, Gattung, Ordnung, Klasse.« — Ich benutze, erfreut einen passenden Wortvorschlag anführen zu können, hier denselben Ausdruck in dem allgemeinen Sinne.

[2]) Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Bd. II, pag. 318—322.

einheitlichen Sippe gemacht sind, so liegt darin ausgesprochen, dass wenn es wirklich polyphyletische Sippen irgend welchen systematischen Ranges giebt, bei diesen aus verschiedenen Stammeltern an demselben oder möglicher Weise an ganz getrenntem Orte dieselbe äussere Erscheinungsform, welche wir als einem bestimmten Gattungs- oder Ordnungsbegriff entsprechend erachten, hat entstehen können.

Aus inductiven Gründen und aus der Betrachtung der thatsächlich vorhandenen Verbreitung bestimmter Gruppen in verschiedenen Florenreichen stehe ich nun nicht an, zu behaupten, dass es solche polyphyletische Sippen giebt, und dass also, wenn wir »natürliche« Sippen solche nennen, in denen gleiche Entstehung an einem Ort zu ähnlicher Form geführt hat, »unnatürliche« Sippen solche, in denen verschiedene Entstehung an verschiedenen Orten zu einer relativ ähnlichen Form geführt hat, dass alsdann im System solche natürliche und unnatürliche Gruppen gemischt vorkommen; ich glaube, dass die Zahl der natürlichen Sippen in dem Maasse grösser ist, als der systematische Begriff kleiner ist, dem sie angehören, dass also typische Varietäten und Arten fast immer natürlich sein werden; dagegen halte ich die Sippen höheren systematischen Ranges, von den Ordnungen an, zunächst einer Prüfung bedürftig, ob sie natürlich oder unnatürlich sind, und ich bin bei den Mono- und Dikotylen selbst des polyphyletischen Charakters hinsichtlich ihrer uranfänglichen Bildung gewiss. Die Gattungen habe ich als zweifelhaft zunächst fortgelassen; im allgemeinen bin ich geneigt sie für monophyletisch zu halten, aber nur dann, wenn man den Gattungsbegriff in dem engeren Sinne auffasst, wie es die von kundigen Fachleuten in Deutschland geschriebenen neueren Monographien gewöhnlich zeigen.

Dass die Auffassung von der Einheit der Entstehungscentren vordem allgemein verbreitet war, hatte wohl darin seinen Grund, dass gerade für einzelne Fälle, wo dieselbe Art an sehr entlegenen Orten der Erde gefunden wurde, aus direkten Beobachtungen eine Verbreitung derselben vom einen zum anderen Orte gefolgert oder wenigstens durch allgemeine Betrachtungen sehr wahrscheinlich gemacht werden konnte; es würde ja auch der bekannten grossen Verbreitungsfähigkeit einzelner Pflanzen durch fortwehende oder fortgeschwemmte Samen die Zuständigkeit rauben heissen, wenn diesen Fällen eine andere Deutung gegeben würde.

Ein einzelner solcher merkwürdiger und mehrfach in Frage gezogener Fall[1]) betrifft das Vorkommen derselben Art, *Phylica arborea*, von einer australen Rhamnaceengattung auf zwei sehr weit von einander gelegenen oceanischen Inseln, nämlich auf Tristan da Cunha, welche Insel an Endemismen wohl die Hälfte aller auf ihr vorkommenden Blüthenpflanzen besitzt, und auf der Insel Amsterdam, die über 1300 Meilen von ersterer getrennt neben der waldlosen Insel St. Paul zwischen Afrika und Australien liegt.

Amsterdam ist mit demselben niederen Buschwalde von *Phylica arborea* bedeckt wie Tristan da Cunha, und hinsichtlich der specifischen Charaktere beider auf so entlegenen Inseln gesammelten Exemplare herrscht völlige Gleichheit; auch besitzt Amsterdam noch ein sehr charakteristisches Gras, *Spartina arundinacea*, mit Tristan da Cunha gemeinschaftlich; endemische Arten hat jene Insel nicht. GRISEBACH schien, als er dieser Frage näher trat, der räumliche Abstand zu gross zu sein, um ohne Weiteres eine natürliche Uebertragung annehmen zu können, und er verglich die Erscheinung »mit den seltenen und noch nicht ganz verbürgten Beispielen der Entstehung gleicher Arten an so entfernten Punkten der Erdkugel, dass an eine Uebertragung ohne Zuthun

---

[1]) HOOKER im Journal of Linn. Soc. Bd. 14. pag. 474; GRISEBACH, Gesammelte Schriften, pag. 555; REICHARDT in den Verh. d. zool. botan. Gesellschaft zu Wien, 1871.

des Menschen nicht zu denken ist, wovon die Koa-Acacie der Sandwich-Inseln und die, wie behauptet wird, damit übereinstimmende Art der Maskarenen *(A. heterophylla)* als der merkwürdigste Fall in Betracht gezogen werden könnte.« HOOKER und REICHARDT traten der Meinung, dass *Phylica arborea* an zwei Orten getrennt als gleiche Art hätte entstehen können, nicht bei, sondern nahmen Uebertragung derselben (ebenso wie von *Spartina arundinacea)* von Tristan her nach Amsterdam durch Meeresströme oder durch die herrschenden Winde an; und auch GRISEBACH erklärte bei weiterer Prüfung der Frage sich für Uebertragung derselben Art, schon aus dem Grunde, weil die nicht sehr weit südlich von Amsterdam-I. gelegene Kerguelen-Insel nachweislich einige Arten besitzt, welche aus noch grösserer Entfernung her (nämlich vom Feuerlande) eingewandert sein müssen, und weil für diese Einwanderung auch nur Verschlagungen durch Winde, Meeresströme oder wandernde Vögel annehmbar sind. —

Hinsichtlich der *Acacia Koa* ist noch hinzuzufügen, dass dieselbe dennoch specifisch von *A. heterophylla* der Maskarenen zu trennen ist; von beiden ist das Vorkommen aber schon in so fern beachtenswerth, als sie zu einer Section dieser formenreichen Gattung gehören, welche mit grosser Artenzahl auf Australien beschränkt ist und ausserdem nur noch Neu-Caledonien und Malesia berührt. Ob nun in solchen Fällen, wie hier, für ähnliche Arten eine polyphyletische Entstehung aus selbstständigen Stammeltern oder Umwandlung einer früher verschlagenen gleichen Art zu verschiedenen Arten mit getrenntem Wohngebiet anzunehmen ist, ist eine Frage von noch grösserer Schwierigkeit als die hier zunächst vorliegende, weil sie in die länger vergangenen Erdzeiten zurückgreift.

Schon diese Beispiele bestätigen NÄGELI's in seiner Abstammungslehre gelegentlich bemerkte Ansicht, dass die pflanzengeographischen Thatsachen vielfach nicht in erster Linie berufen sein können eine umfassende Theorie zu stützen, sondern dass sie selbst im Gegentheil einer selbständigen physiologisch aufgebauten Theorie bedürfen, weil sie mehrdeutig sind. Es sind daher auch die folgenden Auseinandersetzungen hinsichtlich der mono- oder polyphyletischen Entstehung nur als die mir gegenwärtig im höchsten Grade wahrscheinlichen zu betrachten.

Die Arten (und Unterarten) entwickeln sich in continuirlichem Areal. — Die folgenden Betrachtungen entlehne ich hauptsächlich der Kenntniss von Arten und Varietäten im nordischen Florenreich, in der Erwartung, dass dasselbe sich auch von den übrigen Florenreichen sagen lässt. — Es besitze eine Art — ich benutze als Beispiel dafür *Dryas octopetala* — ein grosses, aber nicht mehr continuirliches Areal, an dessen verschiedenen Punkten schon recht verschiedene Bedingungen durch Biologie und Concurrenz gegeben sind. In allen Abtheilungen des discontinuirlichen Areals (bei *Dryas:* Grönland, Skandinavien, Alpen, Altai, Taimyrland, Felsengebirge) können leichtere Spielarten, welche direct vom Standort abhängen, in gleicher Weise entstehen, z. B. hinsichtlich Blüthen- und Blattgrösse; die Erfahrungen an vielen Arten, gesammelt beim Vergleich zahlreicher Herbarium-Exemplare von so verschiedenen Standorten, scheinen aber darin übereinzustimmen, dass eigentliche Varietäten mit constant erblichen Merkmalen (welche allerdings durch die auffallenden leichten individuellen Eigenthümlichkeiten in Blüthen- und Blattgrösse überdeckt werden), auf bestimmte Abtheilungen des discontinuirlichen Areals beschränkt sind. So scheiden aus der Hauptmasse der auch an entfernten Orten zuerst noch übereinstimmend hinsichtlich der Varietätenform gewesenen Individuen einzelne geographisch localisirte Varietäten aus, z. B. bei *Dryas octopetala* aus der Hauptmasse der arktischen und Hochgebirgsindividuen *(D. chamaedrifolia)* die grönländische *Dryas integrifolia.* Wenn die verschiedenen Hochgebirgssysteme sich länger fortentwickeln, so zerfällt die einheitliche Varietät allmählich auch in verschiedene geographisch getrennte. Es ist aber sehr wohl möglich, dass schon lange eine biologische

Verschiedenheit an getrennten Orten besteht, bevor man im Stande ist, morphologische Charaktere von bestimmtem Werth in den Herbarien zu erkennen, und leider ist man ja bei solchen Vergleichen fast nur auf die getrockneten Pflanzen angewiesen.

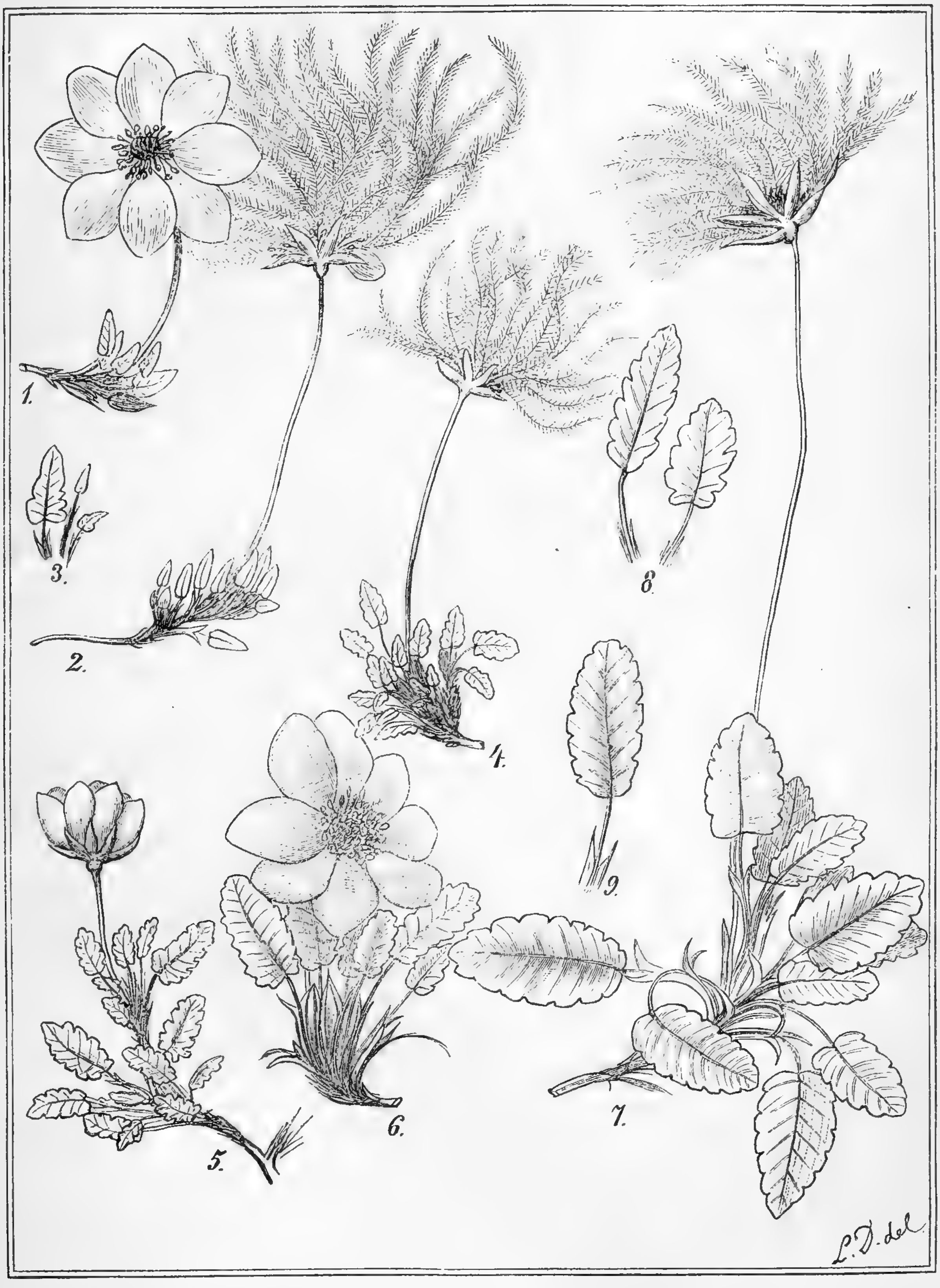


Fig. 1. (B. 499.)

Dryas octopetala: 1. **integrifolia,* blühende Pflanze von Labrador; 2. dieselbe fruchttragend; 3. Blätter einer Uebergangsform zur folgenden Unterart. — 4. **chamaedrifolia,* fruchttragend aus den Alpen (Schneeberg); 5. dieselbe blühend aus Norwegen (Lyngenfjord), diese beiden Formen kleinblätterig mit zurückgelegten Randzähnen; 6. blühende Pflanze vom Kaukasus; 7. üppige Pflanze (fruchttragend) mit breiten und grossgezähnten Blättern aus den Siebenbürgischen Karpathen; 8. Blätter derselben Form von Dovrefjeld; 9. ein Blatt vom Altai. (Alle Figuren in natürlicher Grösse.)

Ich bin aber, wie schon oben hervorgehoben wurde, nicht der Meinung, dass eine neue Varietät an einheitlichem Orte im strengsten Sinne, also z. B. auf nur einem kleinen Bergstocke, sich entwickeln müsse; ich glaube vielmehr, dass dieselbe Umbildung gleichzeitig an den verschiedensten Stellen eines continuirlichen Areals vor sich gehen könne; ist dasselbe allerdings sehr gross, so wird durch die Verschiedenheit der äusseren Bedingungen doch schon wieder eine geographische Specialisirung als Resultat hervorgehen.

Wir sehen z. B. in den jetzt ziemlich genau studirten Varietäten leichterer und stärkerer Natur der polymorphen Gattungen *Rosa, Rubus, Hieracium* solche Varietäten oder noch schwächere Formen (wenn sie auch als »Arten« beschrieben sind) auftreten an vereinzelten Stellen Mittel-Europa's, bald auf Kalk in Thüringen, bald in der nordwestlichen Ebene, bald in den Gebirgen, zuweilen an nur einer Stelle bisher entdeckt, oft aber an mehreren gleichartigen Localitäten nachgewiesen. Ist das letztere der Fall, so nehme ich nicht an, dass diese neuen Formen sich von dem einen zum anderen Standort hin verbreitet haben müssen, sondern dass sie ebenso an getrennten Standorten aus gleicher (systematisch einheitlicher) Stammform gebildet sein können. Diese verschiedenen gleichartigen Standorte derselben neuen abgeleiteten Form gelten mir als continuirliches Areal mit der Fähigkeit, überall die gleichartige Fortentwicklung der abgeleiteten Formen in einseitig-divergirendem Sinne zu begünstigen und zu ermöglichen, so dass der Ursprung derselben darnach auf viel breiterer Grundlage steht, als wenn man streng am Ursprung einheitlichster Art auf eng begrenztem Fleck der Erde unter anderen Genossen denkt.

Wenn man an die Entstehung sehr »leichter« Varietäten denkt, an die Bildung solcher Formen, welche von dem Typus der »Stammart« nur ganz wenig in einem gleichen Sinne abweichen, so scheint sich die Sache für die Praxis anders zu verhalten. Unter der unbegrenzten Zahl von Variationen, welche überall möglich sind, und von denen durch die Selection nur eine gewisse kleine Zahl erhalten wird, können unzweifelhaft an getrennten Orten so ähnliche entstehen, dass morphologische Differenzen nicht deutlich sichtbar sein werden; sie werden in der Anlage vorhanden sein. Völlige äussere Uebereinstimmung braucht überhaupt nicht vorausgesetzt zu werden, dieselbe trifft ja nicht einmal bei den Tochterpflanzen desselben mütterlichen Stockes ein. Diese sehr ähnlichen, äusserlich so sehr systematisch-identischen Varietäten, dass ihre Charaktere unter dem grösseren Spielraum individueller Schwankungen verborgen sind, können an verschiedenen Localitäten vielleicht recht wohl durch Zusammentreffen günstiger Umstände erhalten werden; aber freilich, je weiter sie sich von dem ursprünglichen Typus, den man als »Art« zusammengefasst hat, entfernen, desto geringer ist die Wahrscheinlichkeit, dass die äusseren Lebensbedingungen dieselben oder die analogen sich fortentwickelnden Glieder erhalte; denn die Selection ist durch Boden, Klima und Mitbewohner desselben Gebietes überall eine einheitliche und nirgends auf der Erde ausserhalb eines continuirlichen Areals in gleicher Weise wiederkehrende.

Daraus ergiebt sich schon von selbst, dass die »Arten« im Range des für sie seit lange anerkannten systematischen Begriffes meiner Anschauung zufolge nicht an zwei von einander völlig getrennten Orten entstehen können, und ich wüsste keinen Fall zu nennen, welcher zwingend das Gegentheil bewiese und sich nicht auf Verschlagung zurückführen liesse. Weil die »Art« eine so kleine systematische Einheit darstellt, dass schwerlich eine Täuschung dadurch entstehen kann, dass man Dinge, welche nach dem Gange der natürlichen Entwicklung nicht zusammengehören, mit einander

im System zusammenstellt, so darf man die zu ihr gehörigen Individuencomplexe als »monophyletisch« oder »natürlich« betrachten.

Die Ordnungen sind mono- und polyphyletisch. — Anders liegen die Verhältnisse bei den Sippen höheren Ranges, und es erscheint am besten, zunächst die Sippen vom Range scharf begrenzter systematischer Ordnungen (Familien), wie Umbelliferen, Primulaceen, Proteaceen, Palmen, Araceen zu betrachten. Hier kann die Frage überhaupt nur so lauten: haben sich dieselben in einem und demselben Florenreich der älteren oder neueren Erdgeschichte innerhalb natürlicher geographischer Grenzen entwickelt, oder haben sie auch in mit einander nicht zusammenhängenden Florenreichen, gleichzeitig oder ungleichzeitig, selbständig entstehen können? Denn wenn in einem natürlichen Florengebiete, z. B. in der südwestlichen Ecke des Kaplandes, mehrere verschiedene aber nahe verwandte Stämme einer älteren Ordnung sich gleichzeitig oder nach einander derartig fortentwickeln sollten, dass aus ihnen mehrseitige Glieder einer neuen jüngeren Ordnung geographisch verbunden hervorgehen, so wird das an sich noch als monophyletische Entstehung dieser Ordnung gelten dürfen.

Es kommt auch wesentlich dabei auf das geologische Alter der Ordnung an, von welcher die hier aufgeworfene Frage gestellt wird; die Palmen z. B., welche jetzt in sehr verschiedenen Florenreichen in selbständigen Formen vorkommen, müssen wie andere Ordnungen höheren Alters in der oben erklärten Voraussetzung betrachtet werden, dass zur Zeit ihrer Entstehung der mittlere Erdgürtel ein einheitliches Florenreich bildete.

Von den Palmen ist es mir bei eigenen Untersuchungen dieser Ordnung wahrscheinlich geworden, dass man sie auch in diesem Sinne der alten Erdgeschichte als polyphyletisch zu betrachten habe, und ähnliches ist von ENGLER's Untersuchungen der Araceen [1]) zu sagen, der für die Unterordnungen der Aroideen, Pothoideen und Monsteroideen die Möglichkeit eines dreifachen Ursprungs aus unter sich verwandten Stammformen als vorhanden erklärt, sofern man den Aroideen ihre nahe verwandten Tribus zugesellt.

Auch wird eine solche Frage sehr verschieden behandelt werden können je nach der Anschauung, die der Einzelne von dem Wesen der »selbständigen« Entstehung einer Ordnung besitzt, da noch Niemand solche Entwicklungsprocesse hat verfolgen können, und wir uns also mit Uebertreibung der aus dem Studium der Variationen von Arten abgeleiteten Erfahrungen behelfen müssen. Ich fasse die Sache kurz so auf, dass ich die Entstehung einer Gattung, wenn sie im höchsten Maasse monophyletisch sein soll, zunächst in einer einzigen neuen Art, also als Monotypus, mir vorstelle, wonach alsdann durch mehrseitige Entfaltung des neuen Charakters mit zahlreichen Artneu- und Artumbildungen die artenreiche Gattung entsteht; ebenso fasse ich die Entstehung einer Ordnung, wenn sie im höchsten Maasse monophyletisch sein soll, als einseitige Umbildung einer einzelnen Gattung oder einer in sich systematisch und geographisch zusammenhängenden Gattungsgruppe derartig auf, dass sie Charaktere zur Ausbildung bringt, welche in den Rahmen der früheren die Gattung vor ihrer Umbildung umschliessenden Ordnung nicht mehr sich hineinfügen lassen; dadurch entsteht die Ordnung in wenig Gliedern und kann alsdann durch divergirende Entwicklung des neuen Charakters in vielen neu sich bildenden Gattungen ebenfalls formenreich werden. Ich würde aber eine Ordnung dann schon nicht mehr monophyletisch nennen, wenn an scharf getrennten Räumen dieselbe oder zwei einander verwandte Gattungen an jeder Stelle für sich in einander analoger Weise zu einer neuen Ordnung sich umbilden. Weil zwei verwandte Gattungen in älterer Zeit selbst aus gemeinsamem Ursprung hervorgegangen sein können, halte ich es für gleichgültig, ob eine und dieselbe oder zwei verwandte Gattungen sich in getrennten Arealen zum Stamme einer neuen Ordnung analog, aber in geschiedenen Formen, umbilden.

---

[1]) Monographiae Phanerogamarum (Suites au Prodromus) vol. II, pag. 61.

Es ist nun meiner Ansicht nach nicht zu leugnen, dass eine grosse Zahl von Ordnungen monophyletisch in meinem Sinne sein müsse. Abgesehen von der geringen Zahl thatsächlich in der Vegetation der Erde sich findender Ordnungen, die auf ein natürliches Florenreich beschränkt sind, zeigt die Vertheilungsweise von vielen solchen jüngeren geologischen Alters noch jetzt das vermuthliche Entstehungs-Florenreich, von dem aus gewisse Gattungen und Arten ausstrahlten. Sind die Arten, wenn sie in sehr entfernten Florenreichen vorkommen, einander sehr nahe stehend wie *Primula farinosa* und *magellanica* im nordischen und im antarktischen Florenreich[1]), so erkennt man daraus allein schon, dass die Ordnung als solche in dem von der Hauptmasse aller ihrer Formen so weit entfernten Erdwinkel nur durch einige wanderungsfähige Arten repräsentirt wird, die, auch wenn sie im Laufe ihrer Wanderung und Ansiedelung zu einem morphologisch berechtigten Artcharakter, ja sogar Gattungscharakter gelangt sein sollten, dennoch die Herkunft der Ordnung als einer monophyletischen nicht stören. Solche Ordnungen, wie die Primulaceen, halte ich nach ihrer Verbreitung für monophyletisch, wohlgemerkt aber nur dann, wenn sie keine morphologisch wie geographisch abweichende Anhängsel im System besitzen; die letzteren werden wohl häufig Monotypen anderer Stämme sein, welche ihrem Blüthenbau nach an einen ganz anderen grossen Stamm angeschlossen sind, um sie nur im System unterzubringen.

Aber nicht alle Ordnungen entsprechen diesen Voraussetzungen, am wenigsten diejenigen, welche von den Tropen ausgeschlossen (oder dort nur auf den Gebirgen spärlich wiederkehrend) in den borealen und australen Florenreichen jetzt gleichzeitig eine wichtige Rolle, aber mit ganz getrennten Gattungen und Arten spielen; dabei ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass neben der polyphyletischen Entstehung einzelne Gattungen oder Arten des borealen Stammes zum Süden, oder einige des australen Stammes zum Norden (letzteres viel seltener!) gelangt sind, so wie ich es eben für die monophyletischen Primulaceen annahm.

Eine solche polyphyletische, d. h. mindestens in zwei verschiedenen, wahrscheinlich aber in noch mehreren schon getrennten Florenreichen entstandene Ordnung scheinen mir die Umbelliferen zu sein, von denen ich annehmen zu dürfen glaube, dass sie als Ordnung jüngern Alters sich aus den älteren Araliaceen entwickelt habe mit im Norden und Süden neben einzelnen gemeinsamen ganz verschiedenen Gattungen.

Um ein klein wenig näher auf diese über die Umbelliferen ausgesprochene Meinung einzugehen, welche ich allerdings ausführlicher nur in Verbindung mit der ganzen systematischen Eintheilung der Ordnung erörtern könnte, sei zunächst auf *Hydrocotyle vulgaris* als höchst eigenthümliche Umbellifere des mittleren Europas hingewiesen, welche jedem angehenden Floristen als eine »ganz andere« Umbellifere wie die sonst gewohnten sofort auffällt. Nur eine Art ist sonst noch europäisch, *H. natans*, von welcher URBAN (Ber. d. deutsch-bot. Ges. 25. April 1884) jüngst die Zusammengehörigkeit mit *H. ranunculoides* nachgewiesen hat; letztere Pflanze hat nun ein geradezu erstaunliches Areal von Italien mit den Inseln, Palästina, Transkaukasien, Abessinien und Madagaskar in der Alten Welt bis zu den Vereinigten Staaten und über die Tropen hinweg nach Argentinien. Noch andere *Hydrocotyle*-Arten sind auf der südlichen Halbkugel ähnlich weit verbreitet *(H. asiatica)* und zeigen dadurch eine gewisse grosse Wanderungsfähigkeit der Gattung. Die Hauptmasse ihrer Arten steckt in den australen Florenreichen. Nun sagt schon ein alter Grundsatz von R. BROWN, man solle die Urheimat jetzt weit verbreiteter aber geologisch junger Gattungen da suchen, wo sie ihre Verwandten im System haben, und wo auch in der

---

[1]) Vergleiche eine grössere Zahl ähnlicher Beispiele in ENGLER's Entwickl. d. Florengebiete, Bd. II, pag. 256.

Regel die grössere Fülle ihrer eigenen Arten entwickelt ist; dieses Princip weist uns für *Hydrocotyle* auf den Süden. Man könnte ja (entsprechend der oben pag. 195 von DYER angeführten Anschauung) vermuthen, *Hydrocotyle* sei eine neben vielen anderen borealen Umbelliferen-Gattungen im Norden entstandene Gattung, welche bei ihrer südwärts gerichteten Wanderung an den Südspitzen der Kontinente eine reiche Entwickelung gefunden hätte; nach allem aber ist das Gegentheil anzunehmen, und die wenigen in den nördlichen Florenreichen verbreiteten Arten sind als die nordwärts gelangten Ausläufer der australen Gattung anzusehen. Denn von allen andern Hydrocotyleen-Gattungen ist nur noch eine (*Micropleura*) in Mexiko, also in einem Lande der nördlichen Hemisphäre, einheimisch, die übrigen (*Trachymene, Platysace, Siebera, Xanthosia, Apleura* und besonders *Azorella!*) sind alle austral, sowohl in Australasien, als dem australen Amerika und Afrika. Und was für merkwürdige und für den Florencharakter dieser Länder wichtige Pflanzen sind unter den australen Hydrocotyleen, zumal unter den westaustralischen *Xanthosia-* und *Siebera-*Arten, und unter den antarktischen Azorellen (*Bolax*), welche stellenweise die Hauptmasse der Vegetation bilden, artenreich sind, und dabei systematisch so sehr den Charakter der Hydrocotyleen (»*Umbellae imperfectae*«) zur Entwickelung bringen, dass *Azorella lycopodioides* im Feuerland statt der Dolden einzelne Blüthen terminal auf den mit Scheidenblatt versehenen Astspitzen trägt. — Aehnliches lässt sich über die Tribus der *Mulineen* als australer Sippe sagen, wenn auch von ihr einige Arten diesseits des Aequators vorkommen. Dagegen sind andere Tribus ausgesprochen boreal, und andere halten sich schwankend zwischen Nord und Süd, indem sie sehr von einander abweichende Gattungen hier und dort entwickeln. Auch hat unstreitig eine Vermischung der polyphyletisch entstandenen Ordnung in ihren Tribus stattgefunden.

Wenn nun jetzt die Araliaceen noch in vielen Florenreichen reichlich vertreten sind, warum sollte man nicht auch den jetzigen Umständen gemäss es für möglich halten dürfen, dass Umbildungen an ganz getrennten Orten erfolgen, wodurch bei völliger Verschiedenheit der zunächst entstehenden Arten und natürlichen Gattungen doch zwei der Herkunft nach verschiedene Sippen herauskommen, welche ihren hauptsächlichsten Charakteren gemäss, schliesslich in eine Sippe (Ordnung) verschmolzen werden müssen? Ich glaube, dass diese Anschauung sich fruchtbarer für Systematik und Geographie erweisen wird als die noch mehr hypothetische Annahme, dass in allen diesen Fällen die Arten des Nordens durch die Tropen hindurch gewandert seien und in den südlichen Ländern selbstständig neue Formenkreise gebildet hätten.

Gewisse andere Ordnungen sind entschieden nur durch ein gewisses künstliches Band zusammengehalten und zerfallen in Unterordnungen, welche ohne Weiteres als monophyletische, oder selbst noch einmal als polyphyletische Ordnungen kleineren Umfangs gelten können; so z. B. die Rutaceen, von denen man die Diosmaceen sogleich als australe Ordnung abtreten kann.

Hier ist dann auch noch an die schon auf pag. 200 in diesem Sinne erwähnten Proteaceen hinzuweisen, die — eine morphologisch sehr natürliche Ordnung — dennoch in den meisten Dingen den Eigenschaften entspricht, welche ich mir von polyphyletischen Sippen höheren Ranges denke, und welche man sich vielleicht als selbstständig an mehreren Orten aus den Thymelaeaceen entwickelt vorstellen darf.

Nach den gegenwärtigen systematischen Bearbeitungen der lebenden Proteaceen, z. B. von BENTHAM und HOOKER einschliesslich der Bearbeitungen australischer Proteaceen durch F. v. MÜLLER, bildet die Ordnung 50 Gattungen, von denen keine mehr in den borealen Florenreichen vorkommt; es finden sich dagegen von Gattungen:

in den australen Florenreichen der östlichen Erdhälfte . . .	29,	der westlichen . .	3
in den tropischen Florenreichen der östlichen Erdhälfte . .	5,	der westlichen . .	3
gemischt in den australen und tropischen Florenreichen derselben	13,	gemischt in derselben . . .	—
	47		6

Die Zahlen 47 und 6 für die Gattungen der östlichen und westlichen Erdhälfte hängen damit zusammen, dass unter 50 Gattungen nur drei dem Osten und Westen gemeinsam sind; das ist nämlich zunächst *Roupala* mit 28 Arten im tropischen Amerika, zu welcher Gattung auch noch eine Art in Queensland und eine zweite in Neu-Caledonien zugerechnet wird; ferner *Lomatia* mit 3 Arten in Chile und 3 in Ostaustralien von Tasmanien bis Queensland, endlich noch *Embothrium* mit 4 Arten im australen SüdAmerika und vielleicht einer Art in Queensland. Amerika also, welches hinsichtlich seiner Proteaceen nur mit Neu-Seeland an Armuth wetteifert, hat nur 3 Proteaceen-Gattungen, die ihm sicher allein angehören. Aber damit sind auch schon die geographischen Anomalien der Ordnung erschöpft; denn wenn wir in diesem Falle als discontinuirliche Areale diejenigen bezeichnen wollen, welche den Rahmen e i n e s natürlichen Florenreiches (wobei ich meine Eintheilung zu Grunde lege) verlassen, so sind unter 50 Gattungsarealen 45 continuirlich; die 5 discontinuirlichen werden ausser von jenen eben genannten 3 Gattungen gebildet von *Persoonia* (60 Arten in ganz Australien und ausserdem eine Art auf Neu-Seeland), und von *Grevillea* (156 Arten in ganz Australien und ausserdem 7 Arten auf Neu-Caledonien), und es erscheinen also 2 davon nur sehr wenig discontinuirlich, da keine grosse Sprünge vorkommen. Wie eng begrenzt die Gattungsareale der Hauptmasse nach sind, geht daraus hervor, dass unter Zugrundelegung meiner Eintheilung in Florengebiete von den 50 Gattungen 29 in nur einem einzigen Florengebiet leben (nämlich entweder im südwestlichen Kaplande, oder im südwestlichen Australien, oder im östlichen Australien, oder in Tasmanien, oder in Chile), 6 in nur zwei Florengebieten, die übrigen 15 Gattungen in mehreren. Besonders scharf sind die Unterschiede zwischen Afrika und den übrigen Proteaceen-Gebieten ausgeprägt. 12 Gattungen besitzt Afrika, von denen die Mehrzahl auf das südwestliche Kapland beschränkt ist, einige zugleich über das tropische Afrika zerstreut bis Abessinien vorkommen und eine in Madagaskar endemisch ist; diese alle fehlen in Australien, Neu-Seeland, Süd-Amerika. — Nun sieht man ja die Wanderungsfähigkeit der Proteaceen in Afrika und im Osten wie Norden Australiens, aber es sind doch immer dieselben typischen Gattungen jener Continente, welche man in deren Umgebung bemerkt. Wenn derselbe gemeinschaftliche Proteaceen-Stamm alle diese Gebiete durch Wanderung besiedelt hätte, sollte man meinen, dass ein grösserer Zug von Verwandtschaft durchginge und mehr ähnliche gleiche Gattungen hüben und drüben sich fänden, so wie es z. B. mit manchen gemeinsamen Formen Japans und der östlichen Vereinigten Staaten auch nach ihrer lange vollzogenen Florentrennung der Fall ist. Ich kann mir daher nur die Vorstellung machen, dass die scharf verschiedenen Proteaceen-Gebiete ihre eigene getrennte Entwickelung von Anfang an, natürlich aus einander verwandten Stammformen in jedem Lande gehabt haben.

D i e G a t t u n g e n s i n d d e r R e g e l n a c h m o n o p h y l e t i s c h. — Für die Entstehung der Varietäten und Arten waren wir oben zu dem Resultat gekommen, dass dieselben um so mehr monophyletisch sein werden, je schärfer ihr Charakter ausgeprägt ist, sodass die einheitliche Entstehung nur für schwache Umbildungen zweifelhaft sein sollte. Für die Entstehung der Ordnungen ist neben der monophyletischen (hauptsächlicheren) auch die polyphyletische angenommen. Es ist noch hinzuzufügen, dass die Mehrzahl der Ordnungs g r u p p e n (der »Klassen« oder »Cohorten«) welche eine grössere Zahl einander systematisch nahestehender Ordnungen zusammenfassen, durchaus polyphyletischen Charakters zu sein scheint, und endlich solche grosse systematische Gruppen wie *Sympetalae* u. a. durchaus ohne Ausnahme polyphyletisch sein werden; es hat also — wie im systematischen Theile dieser Abtheilung gezeigt werden soll — nicht e i n e ursprünglich zuerst die Eigenschaft der sympetalen Corolle an Stelle der aus unverwachsenen Blumenblättern bestehenden Corolle entwickelnde Ordnung gegeben, aus deren weiterer Entwickelung a l l e übrigen jetzt zu der Abtheilung *Sympetalae* gerechneten Ordnungen entstanden wären, sondern die verschiedensten polypetalen Ordnungen haben ihren Antheil zur Entstehung der *Sympetalae* geliefert und letztere Abtheilung ist also in dieser Hinsicht »künstlich«.

Wenn nun von schwachen Varietäten bis zu starken Arten mit steigender Schärfe die monophyletische Entstehung betont wurde, von den Ordnungen an aber zu den höheren Systemsippen (Klassen, Abtheilungen der Dikotylen etc.) die Möglichkeit oder sogar Wahrscheinlichkeit der polyphyletischen Entstehung zunahm, so kann das nur darin begründet sein, dass die Schärfe der Sippencharaktere von den Arten zu den Cohorten hin insofern sinkt, als es der Systematik bei den Sippen höheren Ranges (Ordnungen, Klassen) stets schwerer fällt, die unterscheidenden Merkmale der Sippen mit ihrer erdgeschichtlichen Entwicklung in Einklang zu bringen, also etwas natürlich vollständig Begründetes darzustellen.

Nun stehen diejenigen Sippen, welche wir mit dem systematischen Begriff der Gattungen zu belegen pflegen, im Range zwischen Arten und Ordnungen, und in ihnen kann sich also der erste Wechsel in der Schärfe monophyletischer Entwicklung vollziehen. Da aber die Ordnungen bei freierer Anwendung des Begriffes von einheitlicher Entstehung auch noch in der Mehrzahl monophyletisch zu sein scheinen, die Gattungen aber viel natürlichere Einheiten in der Regel darstellen, so wird die Entstehung derselben sich meistens an die der Arten anschliessen, d. h. also monophyletisch sein. Als natürliche Gattungen fasse ich die Sippen auf, welche aus einer polymorph entwickelten Art unter allmählicher Vergrösserung der Artverschiedenheiten sich herausgebildet haben: es ist aber nach dem von den Ordnungen (pag. 216) Gesagten auch die polyphyletische Entstehung von Gattungen möglich. Auch in diesem Punkte schliesse ich mich an Engler's[1]) Ausspruch an: »Es ist nun klar, dass bei solchen Formenkreisen, wie denen der Cruciferen, Umbelliferen, Papilionaceen, Compositen, der Orchideen, wo der Blüthenbau und die Beschaffenheit der Frucht eine so grosse Einförmigkeit zeigen, Formen entfernterer Gebiete, aber ungleichen Ursprunges, in den zur Gattungsunterscheidung benutzten Merkmalen einander so ähnlich werden können, dass sie von den Systematikern derselben Gattung zugerechnet werden; d. h. also, es können viele der von den Botanikern unterschiedenen Gattungen sehr wohl polyphyletisch sein.«

Am schwierigsten dürfte die Unterscheidung zwischen einheitlicher oder getrennt-geographischer Entstehung der Gattungen in solchen Ordnungen sein, welche aus anderen Erwägungen schon selbst als polyphyletisch betrachtet werden dürfen, wie ich es z. B. für die Umbelliferen annahm. Denn wir haben z. B. in Australien unter sehr eigenthümlichen Umbelliferen auch die in den nördlichen Ländern vielfach vorkommenden Gattungen *Apium, Sium, Seseli, Oenanthe,* in Neu-Seeland noch zahlreiche Arten von *Ligusticum* und *Angelica.* Da nun *Sium* in denselben Arten wie im nordischen Florenreich auftritt, ist für diese Gattung nur an Wanderung zu denken, und dieselbe Erklärung ist dann auch für die anderen Gattungen mit endemischen Arten gestattet, obgleich sie nicht bewiesen werden kann. — Für andere Gattungen borealer Ordnungen scheint die ursprünglich monophyletische Entstehung mit späterer Fortentwicklung in getrennten Wohnräumen weniger zweifelhaft, weil eben alle Gattungen die gleichen sind; so z. B. bei den Ranunculaceen, welche in Australien mit *Clematis, Anemone, Myosurus (minimus), Ranunculus* und *Caltha* auftreten, in Neu-Seeland ebenfalls mit *Clematis, Myosurus, Ranunculus* und *Caltha* in fast lauter anderen Arten, von denen die Hauptmasse endemisch ist.

An die eben hier berührten Erscheinungen knüpft sich noch der indirekte Beweis für die monophyletische Entstehung der Arten, den Engler (a. a. O.) in folgender Weise ausdrückt: »Wir finden immer bei den getrennten (durch Wanderung oder Verschlagung erklärlichen) Arealen, in welchen eine und dieselbe Gattung die für ihre Entwicklung günstigen Bedingungen vorfindet,

[1]) Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Bd. II, pag. 322.

meistens andere Arten, oft sogar so weit verschiedene Arten, dass dieselben einer anderen Section oder Untergattung zugerechnet werden. Wäre die Möglichkeit vorhanden, dass aus einer und derselben Art an zwei von einander weit entfernten Stellen durch allmähliche Variation wieder eine neue (an beiden Orten gleiche) Art entstehen könnte, dann müssten wir doch einmal gerade in solchen getrennten Entwicklungsgebieten einer Gattung dieselbe Art antreffen.«

Betrachtung einzelner discontinuirlicher Sippen-Areale. — Aus allem ist hervorgegangen, dass immer die discontinuirlichen (oder in anderer Bezeichnung disjuncten) Areale der Theorie für einheitliche Entstehung der Arten Schwierigkeiten bereiten, und es soll jetzt noch ausführlicher auf ihre Bedeutung und die Art ihrer Betrachtung hingewiesen werden. —

Die Seltenheit wirklich discontinuirlicher Species-Areale ist schon pag. 211 bis 214 besprochen, wobei natürlich stets mit sogen. »Verschlagungen«, d. h. durch seltene Zufälligkeiten bewirkte abnorme Verbreitung gerechnet werden muss. Auch in der Thiergeographie herrscht die Seltenheit der Discontinuität für Species-Areale, so dass WALLACE[1]) es für nöthig hält, einzelne besonders auffällige Verbreitungsverhältnisse zu erklären. Das eine derselben sucht auch in der Pflanzengeographie nach Analogien, dass nämlich die süd-europäische orientalische *Parus palustris* genau übereinstimmt mit der in China zwischen Peking und dem Hoang-ho lebenden Artform, während über das ganze nördliche Europa und Sibirien *P. borealis* verbreitet ist und ausserdem im nördlicheren Ost-Asien *P. camtschatkensis* und *P. japonicus* endemisch sind. In diesem und in ähnlichen Fällen könnte wirklich an Entstehung derselben »Art« in zwei weit getrennten Gebieten gedacht werden, wenn nicht auch — wie gewöhnlich diese Erklärungen zweideutig sind — die einfachere Annahme möglich wäre, dass China und Süd-Europa die letzten Erhaltungsgebiete von *Parus palustris* sind, welche Art an den anderen Stellen ihres einstmals grösseren continuirlichen Areals neue (jüngere) Arten gebildet hat. Dann ist immer noch merkwürdig, dass sich in zwei weit entfernten Ländern dieselbe Art unverändert hat erhalten können, da diese Erhaltungsbedingungen auch die Möglichkeit gleicher oder sehr ähnlicher Selectionsbedingungen zum Entwickeln gleicher neuer Varietäten an getrennten Orten nahe legen.

Castanea vesca, deren Entwicklung in der Tertiärzeit oben (pag. 208) kurz berührt wurde, bietet im Verfolg der dort gewonnenen Ansichten ein lehrreiches Beispiel für die Discontinuität des Areals. In ihren alten Stammformen unzweifelhaft weit verbreitet ist sie jetzt nur noch im mediterran-orientalischen Florenreich und in dem des mittleren Nord-Amerika zu Hause; in den Vereinigten Staaten ist sie nur an der atlantischen Seite, vom westlichen Florida bis Kentucky im Innern und Maine im Norden, und A. GRAY giebt von ihr an, dass ihre Früchte eine kleinere und süsser schmeckende Värietät der süd-europäisch-orientalischen bilden. Sie neigt also seit so langer Zeit, unter den Bedingungen zweier ganz verschiedener Florenreiche lebend, kaum zur systematischen Varietätenbildung und hat ihr discontinuirliches Areal durch Verlust der dem nordischen Florenreich zugefallenen Standorte erhalten. Die ganze Gattung *Castanea* besteht jetzt ausser der genannten Edelkastanie nur noch aus einer zweiten Art *C. pumila*, ebenfalls von Florida bis Ohio und Pensylvanien verbreitet. Bemerkenswerth ist noch, dass eine zweite Gattung *Castanopsis* existirt, welche systematisch zwischen *Quercus* und *Castanea* stehend ein ganz anderes Areal hat, indem sie gerade die-

[1]) Island Life, pag. 63—65.

jenigen zwischen Süd-Europa einschliesslich dem Orient und den atlantischen Staaten Nord-Amerika's liegenden Gebiete derselben klimatischen Sphäre bewohnt, welche von *Castanea* überschlagen werden, wogegen *Quercus* in allen diesen Ländern vorkommt; eine Art von *Castanopsis (chrysophylla)* nämlich ist californisch, die übrigen etwa ein Dutzend betragenden Arten ost-asiatisch. Phylogenetische Deutungen für diese Areale können mehrere vorgebracht werden, aber zunächst ist keine davon zwingend; es müsste nämlich zunächst festgestellt werden, ob *Castanopsis* ein jüngerer Zweig des *Castanea*-Stammes sei, oder ob beide gleich alte Zweige eines jetzt ausgestorbenen älteren Stammes sind, oder ob sie überhaupt nicht in direktem Abstammungsverhältniss stehen.

Das discontinuirliche Areal der Buchen, der Gattung *Fagus*, ist als von einer der Kastanie nahe verwandten Cupulifere sehr viel auffallender und nur hypothetisch ohne festere Anhaltspunkte für eine sichere Entscheidung zu erklären. Das Areal der borealen Arten ist oben (pag. 208) schon besprochen; dazu kommt aber ein ganz neues Areal in den australen Florenreichen mit einer grösseren Zahl von Arten, von denen nur eine in Chile den Habitus unserer Wälder bildenden Buche mit periodischer Belaubung wiederholen soll. Diese etwa 12 australen Arten leben im pacifischen Süd-Amerika von Chile bis zur Magellhansstrasse, auf Neu-Seeland und in Australien vom südlichen Neu-Süd-Wales bis Tasmanien, an Arten in allen drei genannten australen Florenreichen verschieden. Systematisch sind die australen und borealen Buchen in der jüngsten Bearbeitung der *Genera plantarum* von BENTHAM und HOOKER[1]) in je eine besondere Section gestellt; früher haben einige Forscher die Feuerlands-Buchen als eigene Gattungen aufführen wollen,[2]) aber auch sie erscheinen mindestens sehr nahe verwandt mit den borealen Arten, die, wie schon gesagt, in Chile ein noch besseres Analogon haben. Ich glaube unter diesen Umständen durchaus n i c h t die Gattung *Fagus* für polyphyletisch erklären zu dürfen, sondern nur als eine Gattung (borealen Ursprungs?) mit ganz discontinuirlich gewordenem Areal nennen zu müssen.

Ein durch seine Discontinuität ziemlich auffälliges Areal besitzt *Pelargonium*. Diese aus unseren Gärten wohl bekannte Gattung kommt mit 163 Arten in Süd-Afrika vor, wo ihre Hauptmasse im südwestlichen Caplande lebt, weniger zahlreiche Arten im südlichen und südöstlichen Caplande, verbreitet bis in das Namaqua-Land an der West- und bis Natal an der Ost-Küste. Im südlichen tropischen Afrika sind zwei verschlagene Arten: *P. cortusifolium* unterm südlichen Wendekreise, und *P. flabellifolium* ausser in Natal auch in Angola. Pelargonien, welche man auf St. Helena fand, sind als vom Caplande eingeführt erkannt. Aber auf Tristan d'Acunha ist eine Art *(P. acugnatum)* gefunden, welche später als identisch mit einer Cap-Art und zugleich häufig auf Tasmanien und auf der nördlichen und mittleren Insel Neu-Seelands bestimmt wurde und *P. grossularioïdes* (oder in seiner Varietät *P. clandestinum)* heisst. Dies ist die einzige Art Neu-Seelands; aber Australien besitzt in seiner ganzen Ausdehnung vom Südwesten bis nach Queensland und Tasmanien zerstreut zwei selbständige Arten: *P. australe* und *Rodneyanum*; von diesen hat *P. australe* wenigstens eine nahe verwandte Art im Caplande. Nördlich vom Aequator kommen nun auf den Hochgebirgen Abessiniens drei ganz selbständige Arten vor, *P. quinquelobatum* und *P. multibrac-*

---

[1]) Bd. III, pag. 410 (1880).

[2]) HOMB. et JACQUINOT, Voyage de l'Astrolabe au Pôle Sud; Phanérogamie, Taf. 6—8 (ohne Text).

teatum in der nördlichen Provinz Tigre (14° nördl. Br.) und *P. glechomoides* in der südlichen Provinz Schoa (10° nördl. Br.). Aber noch weiter nordwärts (35—38° nördl. Br.) ist eine neue selbständige Art auf dem Taurus, von Nord-Syrien bis Cilicien und Kurdistan, an einer Reihe von Fundstellen beobachtet. (In Amerika ist keine Art, auch nicht im antarktischen, gefunden; dafür besitzt Süd-Amerika 35 Arten von *Tropaeolum*, einer jetzt mit Recht den Geraniaceen zugerechneten Gattung, welche nun ihrerseits der Alten Welt vollkommen fehlt). Fassen wir das Beispiel von *Pelargonium* zusammen, so liegt doch unter Beachtung der Wanderungsfähigkeit der Pflanzen einerseits und der geographischen Natur der Standorte, wo die Pelargonien ausserhalb des Caplandes beobachtet sind, andererseits nicht der geringste Grund vor, an der monophyletischen Entstehung dieser Gattung in Süd-Afrika mit ausgestrahlter geringer Verbreitung von Tristan da Cunha, Australien und Neu-Seeland bis Abessinien und Cilicien zu zweifeln; hält man daran fest, so ist es dann andererseits lehrreich zu sehen, dass die 4 nördlich vom Aequator vorkommenden Pelargonien alle ihren eigenen systematischen Artcharakter besitzen.

Von besonderem Interesse sind die Areale der Coniferen, da bei vielen ihrer Gattungen die jetzige Discontinuität ihres Areals sich auf ein erwiesener Maassen hohes geologisches Alter und eine frühere anders und weiter gestaltete Verbreitung zurückführen lässt. Viele wohl auch nicht mehr junge Gattungen, wie *Pinus* und *Abies*, haben trotzdem ein sehr continuirliches Areal behalten und zeigen deutlich den borealen Charakter, indem sie die Tropen nur in den Hochgebirgen nördlich des Aequators berühren und den australen Florenreichen fern bleiben; *Larix* hat das verhältnissmässig continuirlichste Areal. Dagegen sind die viel älteren Araucarien gegenwärtig nur noch in einem discontinuirlichen Areal der südlichen Erdhälfte (Brasilien, Valdivien; Ost-Australien — Malayischer Archipel und Norfolk I.) vorhanden, mit deutlich geschiedenem Habitus nach Ländern der westlichen und östlichen Hemisphäre. — Eins der interessantesten discontinuirlichen Areale besitzt *Libocedrus* mit 1 Art in Kaliforniens Gebirgen 38—41°, 1 Art in Süd-China (Yünnan, Hotha), 1 Art auf Neu-Caledonien und 2 auf Neu-Seeland, endlich 2 Arten in Chile. Diese verschiedenen Arten scheinen so weit übereinzustimmen, dass in ihre Gattungszusammengehörigkeit kein Zweifel gesetzt ist; nur die südchinesische Art[1]) ist zuerst als besondere Gattung *(Calocedrus)* beschrieben, weil sie den Habitus von *Thuya* besitzt. Diese weit entlegenen Standorte würden für polyphyletische Entstehung einer Gattung sprechen können, wenn nicht die paläontologischen Funde die Entstehung im Norden und ihre allmähliche Ausbreitung südwärts im hohen Grade wahrscheinlich machten; diese Deutung hat SCHENK[2]) bei Bearbeitung der fossilen Coniferen schon klar gelegt.

Europa besitzt jetzt keine *Libocedrus*-Art mehr, wie es noch im Tertiär der Fall war. Wäre ein europäischer Zweig der Gattung am Leben geblieben, so würde sich das Areal von *Libocedrus* in der Gegenwart recht gut mit dem oben besprochenen von *Fagus* vergleichen lassen, indem Yünnan mit Japan zu demselben entwicklungsgeschichtlichen Florenreich gehört, Kalifornien annähernd ebenso mit den atlantischen Staaten Nord-Amerika's, und da Chile sowohl für Buchen als auch für *Libocedrus* Heimat ist; nur hat *Libocedrus* als grösserer Wärme bedürftig in Austral-Asien Neu-Caledonien und Neu-Seeland aufgesucht, *Fagus* dagegen Neu-Seeland, die südöstlichen

---

[1]) *Libocedrus (Calocedrus) macrolepis* KURZ, in TRIMEN's Journal of Botany 1873, pag. 196, Taf. 133.

[2]) Handbuch d. Paläontologie, herausgeg. v. ZITTEL; Bd. II, pag. 309.

Gebirge Australiens und Tasmanien. — Man sieht daher, wie sich einige genauer bekannte Fälle verallgemeinern lassen, und ferner scheint die oben genannte Anschauung DYER's (s. pag. 195) in gewissen Fällen sogar noch auf jetzt lebende altentstandene Gattungen bezogen sich sehr gut bewähren zu können.

Etwas Aehnliches lässt sich von dem Areal der ebenfalls zu den Cupressaceen gehörigen Coniferen-Gattung *Callitris* sagen, nur mit dem Unterschiede, dass bei den verschiedenen Arten sehr discontinuirlichen Areals die morphologischen Differenzen so gross geworden sind, dess neue Untergattungen oder schwächere Gattungen mit sehr viel kleinerem und innerhalb der Florenreichsgrenzen continuirlichen Areal entstanden sind. Während BENTHAM und HOOKER (Gen. pl. III., pag. 424) die Gattung *Callitris* im weiten Sinne annehmen, zerfällt sie bei ENDLICHER[1]) in *Widdringtonia* mit Süd-Afrika und Madagaskar als Areal, *Frenela* mit Australien, Tasmanien und Neu-Caledonien als Areal, und *Callitris* selbst mit nur einer Art auf den Bergen und Hügeln Marokkos und Algiers; dazu kommt noch eine verwandte Gattung *Actinostrobus* im südwestlichen Australien und *Fitzroya* in Valdivien. Nun sind alle diese Gattungen zusammen mit der eben besprochenen Gattung *Libocedrus* von ENDLICHER in eine Unterabtheilung (*Actinostrobeae*) der Cupressaceen vereinigt, die sehr »natürlich« ist, d. h. welche ganz das Gepräge von innerem, wirklich verwandtschaftlichen Zusammenhange besitzt, und welche dennoch ein höchst discontinuirliches Areal aufzuweisen hat. In unserem Sinne folgert daraus ihr hohes erdgeschichtliches Alter. —

Ein gegentheiliges Beispiel zeigt die Sippe (Tribus oder eigene kleine Ordnung) *Saurureae*, die in innigster Verwandtschaft mit den Piperaceen stehen. Sie besteht aus zwei Gattungen *Saururus* und *Houttuynia*, welche vom Himalaya ostwärts bis Japan, und von Kalifornien bis Florida verbreitet sind: diese sind sowohl systematisch als geographisch zusammengehörig. Nun schliesst man denselben neuerdings aber die 1865 beschriebene Gattung *Lactoris* der südamerikanischen Insel Juan Fernandez an, welche das Areal der Saurureen sogleich discontinuirlich macht. Hier bedarf es wahrscheinlich keiner langen Erwägungen: aus Beschreibung und Abbildung[2]) von *Lactoris* geht hervor, dass hier nur die systematische Form und die Nothwendigkeit, diese Gattung irgendwo anzuschliessen, zu der aufgeworfenen Frage führt; *Lactoris* und die übrigen Saurureen sind zwei verschiedenen Stämmen entsprossen, und die sonst natürliche Gruppe wird durch diese Vereinigung »unnatürlich«.

Es giebt gewisse Ordnungen — als Beispiel seien die Gesneraceen genannt — welche systematisch als wohlgefügte Sippen mit eigenem Habitus auftreten, aber bei einer ziemlichen Discontinuität des Areals in erster Linie ihre Gattungen nach Florenreichen zerfallen lassen, (wie z. B. bei den Gesneraceen die tropischamerikanischen Gesnereen, die ebenfalls tropischamerikanischen Columneen, und die hauptsächlich in den Tropen der alten Welt verbreiteten Cyrtandreen, zu denen auch eine auf den Pyrenäen einheimische Art gehört.) Wenn auch glaublich ist, dass in den Tropen beider Hemisphären ähnliche Stammeltern zur Entstehung jener geologisch jüngeren, jetzt dort vorhandenen Ordnung Veranlassung gegeben haben, so scheint es doch sehr leicht möglich, dass nicht dieselben, d. h. nicht die zu einer wohlumgrenzten Gattung und Ordnungsabtheilung gehörigen Arten deren Stammformen sind; und hier würde ebenfalls eine polyphyletische Entstehung

---

1) Synopsis Coniferarum (1847), pag. 5, 31—41.

2) PHILIPPI, Verh. der zool.-botan. Ges. in Wien, Bd. 15, pag. 521, Taf. 13.

leicht annehmbar sein, ohne dass eine richtige Beweisführung zunächst möglich erschiene. In solchen Fällen braucht denn also auch die Discontinuität nicht ein Beweis von geologisch bedeutendem Alter zu sein. —

Im Allgemeinen hat sich also auch bei Betrachtung dieser einzelnen Beispiele herausgestellt, dass für Arten und auch für gut umgrenzte Gattungen gar keine zwingenden Beweise vorliegen, irgendwo die Discontinuität des Areals auf Entstehung an getrennten Orten aus ähnlichen Stammformen zu deuten. Schlecht umgrenzte Gattungen können zweifelhaft sein, weil sowohl das Zerfallen einer natürlich zusammenhängenden Sippe als auch das unnatürliche Verbinden nach systematischen Regeln, welche nicht immer das Wesen erschöpfen, der Sache zu Grunde liegen kann; von den Ordnungen bedarf wohl jede einer besonderen Prüfung zur Entscheidung ihrer Entstehungsfrage. — Hinsichtlich der Entstehung aller dieser Sippen ist noch daran zu erinnern, dass der sie verbindende systematische Charakter nach descendenztheoretischer Anschauung[1]) ein höheres Alter hat als die ihn tragenden Repräsentanten der Sippe; so ist die Gattung gewöhnlich älter als irgend eine ihrer Arten, die Ordnung älter als die sie zusammensetzenden Gattungen, weil während ihrer Entwicklung die ursprünglich noch nicht sehr in eigenartiger Richtung abweichenden Arten resp. Gattungen durch solche ersetzt sind, welche die Charaktere stärker ausgeprägt zur Schau tragen.

Es kommt bei derartigen Untersuchungen, wie sie in den vorher angeführten Beispielen nöthig waren, leicht vor, dass man auf einen unangenehmen Gegensatz stösst zwischen der Systematik, wie sie ist, und der, die man als wahren Ausdruck der natürlichen Verwandtschaft gleichsam in der Idee mit sich trägt. Ich füge daher hier zum Schluss einen Ausspruch von FOCKE[2]) an, den derselbe bei Ermittelung des Artbegriffs that: Die wissenschaftliche Untersuchung der wahren verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb eines Formenkreises darf sich nicht beeinflussen lassen durch die systematische Bearbeitung, welche die betreffende Pflanzengruppe zufällig gefunden hat, muss aber umgekehrt der Systematik die leitenden Gesichtspunkte liefern.

§ 3. Wechselbeziehungen zwischen Standorten und neuen Sippen. — Es sind im Vorigen die geographischen Areale der Sippen betrachtet als gegebene Grössen, welche oft eine schwierige Fragestellung sowohl wegen der Verbreitungsweise, als auch hinsichtlich der Entstehungsweise jener Sippen veranlassen. Schon darin liegt ausgedrückt, dass räumliche Nachbarschaft oder Trennung für die Herausbildung der Sippencharaktere von grosser Wichtigkeit sein muss, wie ja bekanntlich WAGNER's Migrationsgesetz und Separationstheorie darauf aufbauen, wonach es nur dann zur Bildung einer neuen »Art« kommen soll, wenn ein einzelnes keimerzeugendes Individuum oder Eltern-Paar oder ein keimfähiger Same vom Verbreitungsbezirk der Sippe entfernt auf einem neuen Standorte eine isolirte Kolonie gründet; der Pflanzengeograph hat ja nun das Recht, auch ohne an die stete Nothwendigkeit solcher Migration zu glauben, die Folgen derselben zu mustern und die Entstehung der Arten mit ihr zu vergleichen. Ohne hier in das eigentliche Gebiet der Abstammungslehre eindringen zu wollen, welche als etwas Gegebenes angesehen wird, soll doch versucht werden,[3]) die Rolle, welche gleiche oder ungleiche Heimat mit gleichbleibenden oder sich

---

[1]) WALLACE, Island Life, pag. 67.

[2]) »Ueber polymorphe Formenkreise« in ENGLERS bot. Jahrb. Bd. 5, pag. 74.

[3]) Zuerst habe ich diesen Versuch mitgetheilt in den Abhandlungen der naturw. Gesellsch. Isis in Dresden 1882, Abhandlg. XIII.

ändernden klimatisch-geologischen Lebensbedingungen in der Entstehung neuer Sippen spielt, einigermaassen zu bestimmen, um dadurch diese allgemeinen Betrachtungen über die Beziehungen systematischer Charaktere zur Geographie zum Abschluss zu bringen.

Ich unterscheide in erster Linie Umformungen der Sippen und ihre Spaltungen; bei den ersteren bleibt die Zahl bestehender Sippen zunächst ungeändert, bei den letzteren wird sie vermehrt. Nur in der Theorie wird solche Unterscheidung möglich sein, da bei fortgesetzter Umformung wohl schwerlich alle zu der betreffenden Sippe gehörigen Lebewesen in gleicher Weise umgewandelt werden, wenn es aber nur mit einem Theile geschieht, so ist dadurch schon eine Spaltung — besser gesagt eine Abzweigung — vollzogen; ebenso kann von den durch Spaltung an Zahl vermehrten Sippen alsbald ein Theil aussterben, so dass die Anzahl wieder der ursprünglichen gleicht; doch scheint es ja nach allen Beobachtungen erwiesen, dass die Anzahl der Verschiedenheiten in der Lebewelt im steten Steigen begriffen ist. Ich spreche schlechthin von »Sippen«; doch ist die Ausdrucksweise so gewählt, dass man am leichtesten darunter starke Varietäten oder Arten sich vorstellen mag.

a) Umformungen der Sippen.

1. Umformung durch dauernde Veränderung der äusseren Verhältnisse. Die äusseren Verhältnisse für Pflanzenleben werden dauernd umgeändert, wenn ein bestimmtes geographisches Gebiet im Laufe langer Zeiträume durch die der physikalischen Geographie zur Erklärung zufallenden tellurischen Veränderungen einen durchgreifenden Klimawechsel (Veränderung der Mitteltemperatur, der Temperaturschwankung, der Länge der Vegetationsperiode, der Vertheilung von Regen und Sonnenschein) erfährt. Dasselbe geschieht, wenn bei rascher Hebung eines Gebirgssystems oder einer anderen schnell wirkenden Ursache an bestimmten Theilen der Erde das Pflanzenleben zerstört war, wenn also z. B. eine Wüste entstanden war, wie sie die Gipfel thätiger Vulcane auch bei nicht zu grosser Meereshöhe auszeichnet, und dadurch den Pflanzen an den Rändern dieser Wüste die Möglichkeit geboten wird, in das vegetationsleere Gebiet mit seinen veränderten Lebensbedingungen hineinzuwandern und sich dort heimisch zu machen. In diesen Fällen müssen die Sippen den äusserlich veränderten Lebensbedingungen folgen, und, wenn sie nicht aussterben, bezüglich nicht über ihre alten Grenzen hinausgehen sollen, wird früher oder später eine Umänderung ihrer inneren wie äusserlich wahrnehmbaren morphologischen Eigenschaften erfolgen müssen. Abgesehen von der oben schon erwähnten grossen Möglichkeit, dass Sippen unter derartigen Verhältnissen sich zugleich spalten, ist auch die einfache Umformung möglich und findet einen kräftigen Beweis darin, dass unter den Tropen die grosse Mehrzahl von feuchte Wärme liebenden Pflanzenordnungen immer auch einige Vertreter für die kälteren Klimate ihrer Hochgebirge aufzuweisen hat; so z. B. einzelne Palmen oben im Himalaya, wo sich statt der Sippe *Chamaerops* eine umgeänderte Sippe *Trachycarpus* vorfindet, oder auf der Höhe der Anden von Ecuador, wo schon nahe der Region mit häufigen Schneefällen die Wachspalmen *(Ceroxylon)* als von denen der tiefen Regionen völlig verschiedene Systemgattung auftreten, wo aber doch die Verschiedenheit nicht weit genug reicht, als dass nicht das verwandtschaftliche Band zwischen beiden noch kenntlich wäre. Auf den australischen Alpen wachsen

einige wenige montane *Eucalyptus*-Arten,[1]) harzige Sträucher von Compositen[2]) in den Hoch-Anden, dornige *Astragalus* und niedere Polster bildende *Acantholimon*-Arten auf den Hochgebirgen Persiens, aromatische Labiaten in den oberen Regionen der Mittelmeerländer; drei Compositen von ganz anderer Verwandtschaft und Herkunft als die der Hoch-Anden, nämlich *Robertia taraxacoides, Senecio aetnensis* und *Anthemis aetnensis* bilden die letzte hochalpine Flora des Aetna bis 3000 Meter; das der Kiefer so ähnliche deutsche Krummholz *(Pinus Pumilio)* findet sich mitten im Bereich der ersteren Art, während von Kamtschatka bis zum Jablonoi-Gebirge die der Zirbelkiefer nahestehende aber als eigene Art unterschiedene *Pinus Cembra* ⁎ *pumila* am Nordostrande des grossen Zirbelkieferareals in Sibirien ihr eigenes, engeres Areal besitzt. — Was in alten Zeiten für Sippenveränderungen vor sich gingen durch Umformungen solcher Arten und Gattungen, die wir jetzt nicht mehr kennen, können wir nicht wissen und nur aus einigen paläontologischen Studien im Vergleich mit der Jetzwelt ahnen; aber gerade der Vergleich der oberen Bergfloren mit den zugehörigen Tieflandsfloren zeigt die Wirkung der veränderten Lebensbedingungen in dem räumlich geschiedenen Vorkommen verwandter Sippen oben und unten, von denen wir die eine aus directer Umformung eines Theiles der zu der anderen gehörigen Individuen betrachten dürfen; ebenso oft werden Umformungen vor sich gegangen sein, ohne dass noch ein Theil der ursprünglichen Sippe erhalten geblieben wäre.

2. Umformung bei periodischen Schwankungen der äusseren Verhältnisse. — Bei der Wichtigkeit, welche, zumal für die jüngste Periode der Erdentwicklung in höheren Breiten, die oben (pag. 201—203) berührten periodischen Schwankungen des Klimas einzunehmen scheinen, ist es auch nöthig, ihre Wirkungen in der Theorie von den vorigen auseinander zu halten. Die Oscillationen werden nämlich vielleicht so wirken, wie die Cultur auf die meisten ihr unterworfenen Pflanzen: es werden unter veränderten Verhältnissen neue Sippen sich allmählich herausbilden, welche bei der Rückkehr der früheren Verhältnisse ebensowenig zur früher dort vorhanden gewesenen Sippe zurückschlagen, wie die Culturrassen sich selbst überlassen in den enger umschriebenen Formenkreis des Wildlings zurückschlagen; es werden vielmehr neue Formenkreise entstehen können, welche bei jeder Oscillation einen neuen Ausschlag in dieser oder jener Richtung zeigen, und rascher vielleicht als bei langsamer dauernder Veränderung werden die Sippen Anstoss zur Umformung erhalten.

b) Spaltung und polymorphe Vermehrung der Sippen.

Die beiden ersten Weisen möglicher Formumbildungen rechnen entweder mit langen Zeiträumen oder mit neuen in starker Weise rasch hervorgetretenen Verschiebungen der Lebensverhältnisse, um bei der anerkannt bestehenden Variabilität der Pflanzen eine neue Selection zu vollziehen. Andere Weisen rechnen in erster Linie mit der Variabilität der Sippen selbst und haben nur noch in den thatsächlichen Verhältnissen der physikalischen Geographie liegende Hülfsmittel nöthig, um eine grössere Zahl von Sippen neben einander oder neue Sippen

---

[1]) *Eucalyptus alpina* LINDL. auf dem Gipfel des Mt. William, mehr als 4000 Fuss hoch; sie ist die kleinste und langsamst wachsende Art dieser grossen Myrtaceen-Gattung.

[2]) Der »*Frailejon*« *Espeletia grandiflora*, einer Zwergpalme mit grauen filzigen Blättern gleichend, das typische Kennzeichen des Páramo, in den Cordilleren Columbiens. Abbildung in HUMB. und BONPL., Pl. aequinoct. Bd. II, Taf. 70—72; Tribus *Silphieae*.

an Stelle der alten zu erhalten, wobei der für die Concurrenz der Arten gegebene beschränkte Raum in erster Linie in Betracht kommt.

3. Wirkung der Asyngamie. — Vor einem Decennium hat KERNER[1]) auf eine neue Weise für Abspaltung divergirender Varietäten und Arten aufmerksam gemacht, welche dadurch ein besonderes Interesse beansprucht, weil sie biologisch begründet zugleich zeigt, wie von verschiedenen Varietäten die eine unzweifelhaft bei gegenseitiger Concurrenz andere Standorte aufsuchen muss als die andere. Als »Asyngamie« wird bezeichnet, wenn einzelne Individuen aus dem gemeinsamen Art-Formenkreise ihre Geschlechtsorgane früher oder später als der dem Arttypus entsprechende Durchschnitt zur Reife bringen und dadurch zu einer abgesondert selbständigen Fortpflanzung gelangen; Kreuzungen, welche sonst so leicht durch steten Ausgleich entstehender Differenzirungen den Arttypus constant erhalten können, sind hier von selbst ausgeschlossen, und so werden sich alle einseitigen Variationen der zu früh oder zu spät blühenden Exemplare isolirt erhalten. —

Es ist aus der einheimischen Flora bekannt, dass manche nahe verwandte Arten sich durch verschiedene Blüthezeit besonders gut auszeichnen; man kann annehmen, dass sie mindestens dadurch vor Verbastardirungen geschützt sind. Als solche Beispiele führe ich an nicht nur die als »gute« Arten anerkannten *Primula elatior* und *P. officinalis* (letztere 8—14 Tage später blühend), sondern auch *Tilia europaea *grandifolia* und **parvifolia*, *Senecio Fuchsii* und *nemorensis*, *Phyteuma spicatum * album* und ** nigrum*.

Solche asyngamische Varietäten können, unter abweichende äussere Lebensbedingungen versetzt, sich möglicher Weise an Orten erhalten, wo die Stammform zu Grunde gehen muss, z. B. bei früherer Blüthezeit und schnellerer Fruchtreife in alpinen Höhen, wo die Kürze der Vegetationsperiode dem späteren Blühen hinderlich ist; oder es wird diese biologische Differenz Veranlassung sein, dass die früher blühende Varietät sich nach den Orten mit kürzerer Vegetationszeit zurückzieht; es können also dadurch prosöcische Sippen entstehen.[2])

4. Wirkung der Artbildung auf cönobitischem Wege. — Etwa gleichzeitig mit dem Bekanntwerden asyngamischer Varietätengemische machte NÄGELI[3]) seine wichtigen Beobachtungen über »Das gesellschaftliche Entstehen neuer Species« bekannt, illustrirt an zwei alpinen Hieracien aus der Sippe *H. villosum* auf der Rothwand bei Schliersee. In dieser Abhandlung wird der Cönobitismus als Regel nahe verwandter Pflanzenformen in allen einzelnen Verwandtschaftsgraden, von den allergeringsten Varietäten bis zu starken Arten hinauf, hingestellt.

Das lehrreiche *Hieracium*-Beispiel selbst sei hier zur allgemeineren Beachtung solcher Forschungen im Auszuge mitgetheilt: Auf dem ganzen Gebirgsstock der Rothwand wächst auf trockenen mit wenig Gras bewachsenen Stellen und an Felsen häufig *Hieracium villosum;* auf

---

[1]) Vorläufige Mittheilungen über die Bedeutung der Asyngamie für die Entstehung neuer Arten. Innsbruck 1874.

[2]) NÄGELI nennt (in den Sitzungsber. der Kgl. bayr. Akademie vom 10. März 1866) die ein fast oder ganz zusammenhängendes Areal bewohnenden nahe verwandten Varietäten resp. Arten »cönobitisch« (gesellig) und unterscheidet dabei das wirkliche Durcheinanderwachsen zweier verwandter Sippen als »Synöcie« von dem sich nur Berühren der beiden geschiedenen Areale an ihren Grenzen oder in einer Uebergangszone unter dem Namen »Prosöcie«; der Gegensatz zum Cönobitismus liegt in der »Separation« oder »Isolirung« nahe verwandter Sippen von einander.

[3]) Sitzungsberichte d. Kgl. bayr. Akademie d. Wiss. in München, math.-phys. Classe, 1. Febr. 1873, pag. 165—204.

einem sonnigen rasenlosen Steilhange dagegen stehen zwei unter einander und mit *H. villosum* sehr nahe verwandte Formen. Dieselben verhalten sich in den meisten Merkmalen so zu einander, als ob *H. villosum* ihre Zwischenform wäre; die eine, *H. villosissimum* geht in der längeren und reicheren Behaarung wie in den grösseren Köpfen und den längeren Hüllschuppen soweit über *H. villosum* hinaus, als die andere, *H. elongatum*, in der schwächeren und kürzeren Behaarung wie in den kleineren Köpfen und in den kürzeren Hüllschuppen hinter demselben zurückbleibt. Beide Formen unterscheiden sich aber gemeinsam von *H. villosum* durch höheren Stengel und spätere Blüthezeit; beide sind auf der Rothwand (anderswo waren sie bisher nicht beobachtet) ungefähr in gleicher Zahl vorhanden und vollständig prosöcisch, während *H. villosum* dort gänzlich fehlt. Bastarde zwischen *H. villosissimuu* und *elongatum* konnten nicht gefunden werden. — »Diese Beobachtung zeigte, dass die beiden Formen das verwandte *H. villosum* von ihrem, demselben im Uebrigen angemessenen Standorte verdrängten, dass sie aber einander selbst nicht zu verdrängen im Stande waren. Die Vermuthung lag nahe, es möchten aus dem ursprünglich allein vorhandenen *H. villosum* sich nach entgegengesetzten Seiten hin abweichende Varietäten gebildet haben, welche durch gemeinsamen Kampf die Mutterform und ebenso alle Zwischenformen, die sich durch die Kreuzung nothwendig bilden mussten, zu verdrängen vermochten.«

Einen ähnlichen Fall glaube ich in einem, anscheinend seit sehr alter Zeit unverändert daliegenden Moor des Erzgebirges bei Sebastiansberg an *Senecio*-Formen aus der Untergattung *Tephroseris (Cineraria)* beobachtet zu haben. Dort wuchsen zwei von einander in Form, Farbe, Grösse der Blüthenköpfe und Blüthenstände, in ihrer Behaarung und Blüthezeit sehr deutlich von einander abweichende Varietäten an zwei Standorten cönobitisch, für welche sich die REICHENBACH'schen Namen *Tephroseris rivularis* und *Schkuhrii* (als Arten) verwenden liessen, die aber beide auch sonst zerstreute Standorte im Erzgebirge besitzen; ich betrachte dieselben als Varietäten von *Tephroseris sudetica*, welche ich in ihrer Hauptform dort nicht aufzufinden vermochte und von der sich wiederum beide Varietäten im entgegengesetzten Sinne unterscheiden. *Tephroseris sudetica* selbst ist nur Unterart von *Senecio (Tephroseris) crispatus*, mit welchem Namen ich den ganzen grossen Formenkreis aller dieser verschiedenen Varietäten umfasse. — Es hält überhaupt nicht schwer (wie schon NÄGELI bemerkt), solche Vorkommnisse in der Natur zu finden, nur dass leider sehr selten die Vergesellschaftung zweier eigenartiger Varietäten unter Ausschluss einer dritten (Stamm-) Form so deutlich ausgesprochen möglich ist wie in dem von NÄGELI berichteten Falle.

Wie hier von zwei Tochterarten die Rede war, die gemeinschaftlich divergirend die Stammart verdrängen, so ist noch die andere Möglichkeit vorhanden, dass eine einzelne Varietät sich neben der Stammart und mitten in ihrem Areal einen ständigen Platz erobert und unter Divergenz ihrer Charaktere mit jener sich weiter selbständig ausbildet. Dem entsprechend findet man nicht selten neben einer allgemeiner verbreiteten Pflanzenform gesellig mit ihr in kleinem Gebiet eine andere (jüngere), die anderswo nicht vorkommt. — Für unsere pflanzengeographischen Betrachtungen ist das gemeinsame Resultat dieser Untersuchung von Wichtigkeit, dass sich ohne räumliche Trennung die Fülle der Sippen gleichen oder untergeordneten Ranges in demselben kleinsten natürlich geographischen Abschnitt häuft und die Verwandtschaftskreise, sofern sie zur Transmutation neigen, grössere Mannigfaltigkeit in demselben abgesteckten Hauptareal der ganzen Sippe erhalten.

Für diese praktischen Resultate in der Flora ist es sogar zunächst gleichgültig, ob man der Vermehrung der Arten auf diesem normalen Transmutationswege das Vorrecht einräumen will, oder ob man, wie FOCKE[1]) jüngst auseinandergesetzt hat, glaubt, dass die Bastarde von unter oder neben einander vorkom-

---

[1]) »Ueber polymorphe Formenkreise«, in ENGLER's botan. Jahrb. Bd. V, pag. 69—73.

menden Varietäten, seltener von Arten, die passendsten und lebenskräftigsten Formen darstellen.

Für das Nebeneinander-Vorkommen der neuen Varietäten oder Arten (ähnlich für Gattungen) werden auf kleinstem Raum zunächst folgende Verschiedenheiten gelten:

a) die Stammsippe bleibt neben ihren Abkömmlingssippen auf demselben Standorte erhalten;
b) die Stammsippe wird durch die social entstehenden divergenten Abkömmlingssippen verdrängt;
c) die Stammsippe bleibt in der Nähe ihrer Abkömmlingssippen auf anderen Standorten erhalten;
d) die Stammsippe und ihre verschiedenen Abkömmlingssippen ziehen sich, alle getrennt, auf von einander getrennte Standorte auseinander. (In diesem letzteren Falle vollzieht sich also nachträglich eine, den Anschauungen WAGNER's entsprechende nachträgliche Separation.)

Hat man den Beginn der Spaltung einer Sippe in 2 oder 3 verwandte Sippen erhalten, so braucht man sich in längeren Zeiträumen oder auch unter Hinzukommen besonders rascher Veränderungen in den äusseren Verhältnissen (siehe sub 1.) in kürzerer Zeit nur dieselbe Sache mehrmals wiederholt und mit Auslese verbunden zu denken, um die Möglichkeit vieler neben einander vorkommender Sippen zu verstehen. Es ist eine Eigenthümlichkeit solcher Gegenden, welche in jüngeren Perioden ein grosses, zur Besiedelung für gewisse Pflanzenformen sehr günstiges freies Feld boten, dass sie von diesen begünstigten Pflanzensippen eine grosse Zahl nahe verwandter »Arten« aufweisen, die einander vielfach noch so nahe stehen, dass die systematische Bearbeitung dieser Formenkreise auf grosse Schwierigkeiten stösst. Weite Strecken in Argentinien, die grossen Steppen von Persien bis Turkestan und selbst die breite Niederung des Amazonenstromes bieten in manchen Gattungen Beispiele dafür (Compositen, Salsolaceen in den Steppen, Araceen und Palmen in den Tropen); *Astragalus* als eine der artenreichste Gattung der borealen Länder mittlerer Breiten mit weit über 1000 Arten in der Alten Welt und über 200 in Nord-Amerika ist eine der interessantesten Gattungen für das Studium dieser Erscheinung.

Ich denke mir, dass auf unbesetztem Boden (in neu entstandenen Steppen, in vom Eise befreiten Niederungen und Bergen) die Mehrzahl der Nachkommen einer zu dessen Besiedelung besonders gut geeigneten Sippe zunächst erhalten bleiben können und nun zur cönobitischen Entfaltung ihrer Varietäten, welche stark divergiren dürfen, Spielraum haben. Allmählich aber wird der zuerst noch schwach besetzte Boden von kräftigen Pflanzen besiedelt, der noch zu bevölkernde Raum wird knapp und verschwindet völlig und nun scheidet die Selection die günstigeren Arten der zertheilten Sippe unter der Vielzahl von allen aus und bewirkt dadurch allmählich — indem Lücken entstehen — die Ausprägung einiger neuer Sippen (Gattungssectionen, Arten). Es muss also die stärkste Artenfaltung und ein massenhaftes Neubilden gleichartiger Formen durch Zusammenwirken der unter 1. genannten Umänderungen äusserer Art mit der cönobitischen Sippenspaltung statthaben.

5. Die Spaltung in geographisch getrennte Repräsentativ-Sippen. Es ist eben schon der nachträglichen Separation verschiedener Sippen gleichen Stammes, die ursprünglich cönobitisch waren, als einer Möglichkeit gedacht, den verschiedenen Sippen auch verschiedene Standorte und hernach verschiedene

Areale zu verschaffen. Es bleibt hier nur noch die Erörterung des letzten allgemeinen Falles übrig, der am besten der WAGNER'schen Migration und Separation entspricht. Gerade so wie (nach Modus 1) eine Sippe im Laufe der Zeit bei Veränderung ihrer Existenzbedingungen transformiren muss, so kann sie es gleichzeitig, wenn es ihr — als richtige systematische Einheit gedacht — gelungen ist, unverändert ein grosses Wohngebiet rasch zu erobern, und wenn dann unter irgend welchen tellurischen Umständen bestimmte Theile dieses Areals anderen, neuen Beeinflussungen ausgesetzt sind, während andere Theile des Areals keine Veränderungen oder ganz andere und den ersten entgegengesetzte erfahren. Auch hier liegen wieder die beiden zu unterscheidenden Hauptfälle vor, dass die ursprüngliche Stammsippe irgendwo in dem grossen früher von ihr bewohnten Areal erhalten bleibt, während in den anderen Theilen desselben eine oder eine Mehrzahl von abgezweigten veränderten Tochtersippen mit separirten Arealen herrscht, oder dass die Stammsippe selbst ganz ausstirbt und an allen Orten die einander verwandten und in allen zu ihren Beobachtern redenden Zügen ihre Verwandtschaft verrathenden Tochtersippen allein übrig bleiben, wo dann das frühere gemeinsame grosse Areal der Stammsippe zugleich in eine Anzahl separirter kleinerer Areale zerfällt. Natürlich können sich diese separirten Areale secundär wiederum verändern, das eine auf Kosten des anderen sich vergrössern, sich von neuem in Areale neuer Tochtersippen zerlegen, aber die Hauptform der gleichzeitigen Vermehrung von Sippen im System und von Arealen in den Florenreichen wird dabei die gleiche bleiben. — Diese Art und Weise der Entstehung neuer Sippen aus älteren mit separirten Arealen drückt das Princip der als »Repräsentativ-Sippen« (oder als »correspondirender« oder »vicariirender« Varietäten, resp. Arten, Gattungssectionen, Gattungen) bezeichneten einander verwandten und sogar denselben Ursprung direct theilenden Vertreter desselben Typus in geographisch gesonderten Gebieten aus, für welche eine Fülle von Beispielen vorliegt.

Beispiele. — *Cornus suecica* ist die bekannte Staude des nördlichen Europa's, merkwürdig durch ihre Eigenschaft als Staude in einer sonst aus Sträuchern gebildeten Gattung; in Canada und bis Carolina südwärts wächst eine höchst ähnliche Art, von WILLDENOW als eigene Art *Cornus canadensis* benannt; ich fasse beide als Unterarten einer früheren gemeinsamen Stammsippe *Cornus herbacea* auf, welche jetzt also nur noch in der Idee existirt. Ganz dasselbe ist z. B. mit *Trientalis* der Fall, welche westlich und östlich vom Atlantischen Ocean in die Schwestersippen *T. europaea* und *T. americana* zerfallen ist. In eine viel grössere Reihe von Repräsentativ-Sippen ist *Trollius* zerfallen, von welcher Gattung *Tr. europaeus*, *asiaticus (altaïcus*, und *Ledebourii,) americanus (laxus)* die verwandten gegenwärtigen Sippen bezeichnen. — Vom Lebensbaum und der Platane bezeichnen *Thuya orientalis* und *occidentalis*, *Platanus orientalis* und *occidentalis* zwei gut getrennte Repräsentativ-Arten im Orient und in Amerika. Sobald wir den Rahmen der als »Varietäten« oder »Arten« bezeichneten Sippen verlassen, wird die Wahl der Beispiele schwieriger, weil die nahe schwesterliche Verwandtschaft sich ungleich schwieriger verräth; es wird daher auch alsdann der Ausdruck »Repräsentativformen« mehr ein wissenschaftlicher Sprachgebrauch, um zu bezeichnen, dass für eine Charakterform eines Florengebietes sich eine ähnliche Charakterform in einem anderen Florengebiet findet; so z. B. für *Digitalis* von den Scrophulariaceen in der Alten Welt im nordischen Florenreich und den Mittelmeerländern, *Pentastemon* aus derselben Ordnung in gleichen Breiten Nord-Amerika's, ohne dass man beweisen könnte, beide Gattungen seien divergente Sippen gleichen Ursprungs. — Deshalb sollte man den Ausdruck »repräsentativ« für Sippen höheren Ranges als Gattungen nicht anwenden, da man sich über deren Entstehung nur unklare Bilder machen kann; oben hob ich hervor, dass die Proteaceen des Kaplandes und Australiens nach Florenreichen völlig getrennte Gattungen enthielten, und doch würde es sehr schwer halten zu beweisen, dass sie wirklich correspondirende Repräsentanten sind mit gleichartiger Entwicklungsgeschichte.

Wenn man bei grösseren und formenreichen Gattungen diesen Verhältnissen in der Natur nachspürt, wird man selten nur den einen oder anderen Typus der Sippen-Umformung und -Vermehrung antreffen; es wird sich im Gegentheil oft ein buntes und schwer in richtiger Weise zu entwirrendes Bild vorfinden. Es sind bisher überhaupt wenig Versuche der Art gemacht, durch genaues Studium der Verwandtschaft und Verbreitung der Glieder einer Sippe sich ein Bild ihrer Entwicklung zu entwerfen, was mit dem jugendlichen Alter dieser Richtung zusammenhängt.

Eine ausgezeichnete Untersuchung der Art lieferte schon i. J. 1869 Kerner[1])

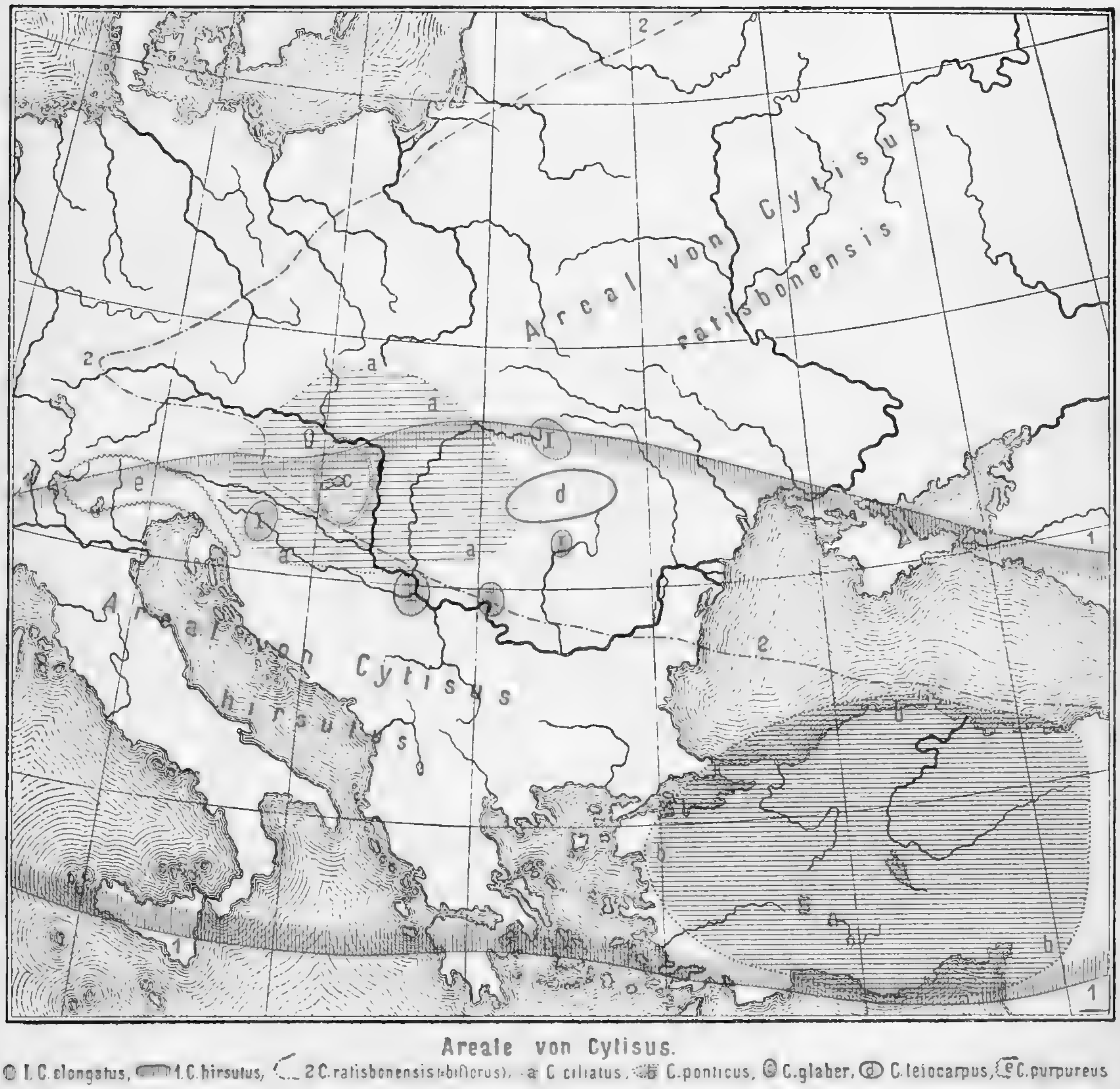


Fig. 2. (B. 500.)

Areale von *Cytisus elongatus* und der von ihm abstammenden 7 Sippen. I *C. elongatus* selbst in 5 kleinen abgeschlossenen Standorten. 1. Mittlerer Theil des Areals von *C. hirsutus*, es fehlt in der Figur das westliche Ende des Areals Süd-Frankreich und das nordöstliche Spanien bis Saragossa umfassend; a) das Areal von *C. ciliatus*, b) das Areal von *C. ponticus* als nächster Tochtersippen. 2. Westlicher Theil des Areals von *C. ratisbonensis* oder *C. biflorus*, es fehlt in der Figur der östliche Theil des Areals mit der nördlichen Grenzlinie über Wiatka und Perm nach Jekaterinenburg im uralischen Sibirien und ostwärts, und mit der südlichen Grenzlinie vom Ostrande des Schwarzen Meeres über den Kaukasus zum Altai; c) das Areal von *C. glaber*, d) das Areal von *C. leiocarpus* und e) das Areal von *C. purpureus* als seiner nächsten Tochtersippen.

[1]) »Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden; ein Beitrag zur Lehre von der Entstehung und Verbreitung der Arten, gestützt auf die Verwandtschaftsverhältnisse, geographische Verbreitung und Geschichte der *Cytisus*-Arten aus dem Stamme *Tubocytisus* DC. (Festschrift z. 43. Vers. deutsch. Naturf. und Aerzte, Innsbruck 1869.)

in einer speciellen Analyse der Sippe *Tubocytisus* aus der Gattung *Cytisus;* sie ist lehrreich, um nach den theoretischen Ableitungen noch ein grösseres in der Natur vorliegendes Beispiel zu betrachten, und soll anregend zu ähnlichen Untersuchungen wirken. Sie ist nur an den Formen der Jetztwelt angestellt, und die Palaeontologie hat nichts dazu beitragen können. Genaue Untersuchung aller Formen der genannten Sippe *Tubocytisus* liess Kerner eine Reihe sehr innig mit einander zusammenhängender Arten unterscheiden, deren Verwandtschaft in folgendem Stammbaum ausgedrückt wird:

Cytisus Tubocytisus
(nicht lebend bekannt)

- *C. virescens.*
  - *C. austriacus.*
    - {*C. albus* / *C. pallidus*}
    - {*C. Rochelii* / *C. Heuffelii*}
  - *C. supinus.*
    - *C. gallicus*
    - *C. Tommasinii*
    - *C. pygmaeus*
- *C. elongatus.*
  - *C. hirsutus.*
    - *C. ponticus*
    - *C. ciliatus*
  - *C. ratisbonensis.*
    - *C. glaber*
    - *C. leiocarpus*
    - *C. purpureus.*

Wir sehen darin eine wiederholte Spaltung der Sippe in zwei oder drei divergente Tochtersippen, welche aus den morphologischen Charakteren theoretisch abgeleitet ist; die ganze Sippe hat endlich zu sehr divergenten Formen geführt, wenn man Endglieder wie *C. purpureus* und *albus* mit einander vergleicht, zeigt aber dennoch so sehr inneren Zusammenhang, dass ein Systematiker aus Besorgniss, keine scharf zutreffende Unterschiede für die 18 als »Arten« unterschiedenen kleinen Formkreise aufzufinden, sie alle in eine einzige Art ohne einheitlichen Charakter hat zusammenziehen wollen.

Das höchste Interesse aber gewährt der Vergleich der Areale aller 18 Arten, von denen Fig. 2 diejenigen des *C. elongatus* mit seinen abgeleiteten Tochterarten nach Kerner's Darstellung veranschaulicht. Während nämlich die hypothetische Ursippe *Cytisus Tubocytisus,* welche jetzt nur noch als systematisches Ideal organischer Einheit in der Gattungssection existirt, überall ausgestorben ist, sind — dem Areal nach zu urtheilen — auch seine ältesten Auszweigungen *C. virescens* und *elongatus* im Zurückweichen begriffen und haben nur noch seltnere, nicht mehr zusammenhängende Standorte (siehe Areal I in der Figur); die 4 Tochtersippen dieser ältesten abgeleiteten Sippen aber *(C. austriacus, supinus, hirsutus, ratisbonensis = biflorus)* haben jede ein sehr weites und ziemlich continuirliches Areal in Europa und dem westlichen Asien, wie die Figur unter 1 und 2 zeigt; die von ihnen aber abgeleiteten jüngsten Sippen, 12 an der Zahl, haben alle nur ein kleines geschlossenes Areal an irgend einem Rande des Hauptareals ihrer Muttersippe, wie *Cytisus ponticus* in Kleinasien, *ciliatus* um die Theiss und mittlere Donau, *glaber* westlich vom letzteren Areal, *leiocarpus* im östlichen Ungarn, *purpureus* in den südöstlichen Alpenländern. Dort also treffen die Areale der ältesten Stammformen, da auch *C. virescens* dort seine beschränkte Heimath hat, mit den vermuthungsweise jüngsten Sippengliedern zusammen. *Cytisus supinus,* auf der Karte nicht dargestellt, hat ein Areal von Toulouse in Süd-Frankreich über die Donauländer und das Schwarze Meer zum Kaukasus und in das westliche Sibirien hinein; an dem West- und Südrande dieses grossen continuirlichen Areals finden sich die beschränkten Areale seiner Tochtersippen, nämlich *C. gallicus* von Paris nach Marseille, der

unteren Garonne und nahe bis zum Ebro, *C. Tommasinii* in Dalmatien, und endlich *C. pygmaeus* in Macedonien, Rumelien und der nordwestlichen Ecke Klein-Asiens. Diese Vorkommnisse deuten wir ebenfalls als Spaltungen in getrennte Repräsentativ-Sippen; oder wenn sie ursprünglich in gleicher Heimat gewesen sind, so hat sich wenigstens in längerer Zeit eine räumliche Sonderung vollzogen; wahrscheinlicher erscheint mir die räumlich getrennte Entstehung in diesem Falle. Auch KERNER legt in seiner Schrift das Hauptgewicht darauf, »dass die Areale jener Arten, welche wir mit Rücksicht auf den Stammbaum als die letzten Sprossen des Stammes ansehen müssen, nicht im Centrum sondern nahe der Peripherie des von der zugehörigen muthmaasslichen Stammart bewohnten Verbreitungsbezirkes liegen.«

Es ist nicht nothwendig, noch weitere Modificationen hinsichtlich der Entstehung neuer Sippen und ihrer gleichzeitigen Heimatwahl aufzusuchen; es möge genügen, die wichtigsten Gesichtspunkte angeführt zu haben. — Es lässt sich ja nicht leugnen, dass alle die Betrachtungen dieses ersten allgemeinen Theiles, auch wenn sie theoretisch völlig unanfechtbar sind, stets für die Verwendung im Einzelnen viel zu wünschen übrig lassen und oft zwei- oder mehrdeutig sind; aber dennoch scheint es nothwendig, dass die gegenwärtige Systematik und Geographie der Pflanzen ihr ganzes Fundament nach den geologischen Entwicklungen der Vorzeit und nach der Fortsetzung dieser Entwicklung in der Gegenwart umformt und dass solche Anschauungen in Allen lebendig seien, welche sich damit beschäftigen wollen. OSCAR PESCHEL sagt einmal in seinen Problemen der vergleichenden Erdkunde, dass es schon ein Vorzug sei, sich etwas bei irgend welchen auffälligen Thatsachen gedacht zu haben; das muss auch der Grundsatz für jede einzelne Thatsache sein, welche wie KERNER's Studie an *Tubocytisus* Abstammung und Verbreitung als gemeinsames Problem in sich schliesst, nachdem ja die Hauptsache von dem, was man sich dabei zu denken hat, schon eine sichere Errungenschaft der Forschung ist. Und an einem rüstigen Fortschritt auf diesem Arbeitsfelde wird es nach der jüngsten Richtung, welche die Wissenschaft einschlägt, sicher nicht fehlen.

Systematischer Theil.

I. Abschnitt.

Die Principien der natürlichen Systematik.

§ 1. Begriff des natürlichen Systems.

Im Verfolg der descendenztheoretischen Ansichten glaubte man längere Zeit, das ganze System, wie es von den Klassen niederster Thallophyten bis zu den höchst organisirten Ordnungen der Angiospermen vor uns liegt, abgesehen natürlich von den Irrthümern und von den Mängeln formeller Darstellung, wo der wissenschaftliche Fortschritt täglich verbessernd eingreifen konnte, als ein völlig natürliches bezeichnen zu dürfen; in diesem System wären alsdann die untersten Ordnungen die Ueberbleibsel der frühesten organischen Geschöpfe auf Erden, die obersten die zuletzt aus ihnen in allmählicher Vervollkommnung hervorgegangenen. Aber gerade hinsichtlich der niedersten Pflanzengruppen hat NÄGELI[1])

[1]) Mechan.-physiol. Theorie d. Abstammungslehre, pag. 464—471.

jüngst die andere Möglichkeit als die wahrscheinlichere hingestellt, dass diese (Schizophyten, Protococcaceen etc.) nach allen ihren Charakteren zu urtheilen sehr jung an geologischem Alter seien und gewissermaassen erst jetzt ihren eigenartigen Entwicklungsgang auf Erden anträten.

Es liegt nicht im Rahmen der hier vorliegenden Abhandlung, auf derartige schwierige alle Systemgruppen umfassende Fragen einzugehen, welche schon dadurch complicirter werden, dass die Meinungen über die wirklich als Urtypus zu betrachtende Ausgangsklasse getheilt sind und sich gegenwärtig vielfach nicht den Schizophyten, sondern den Flagellaten zuwenden. Es sollte aber durch diese vorangestellte Bemerkung von vornherein an Vorsicht erinnert und die Ansicht bekämpft werden, dass unser gegenwärtiges, durch die Theorie der Transmutation geläutertes Wissen ausreichend sei, um sicher zu behaupten, dass die für das ganze Pflanzensystem aufgestellte Stufenleiter auch wirklich die phylogenetische sei, d. h. eine solche, welche die reellen Abstammungslinien enthält. Wenn wir auch die Stufenleiter Muscineen — Pteridophyten — Gymnospermen — Angiospermen construiren und sie morphologisch als richtig bezeichnen, so ist damit an sich noch nicht gesagt, dass z. B. die Pteridophyten von den Muscineen abstammten; denn dafür kann ein positiver Beweis nicht erbracht werden, und es ist sogar vielleicht unwahrscheinlich. Ferner soll, während ich den directen phylogenetischen Zusammenhang von Gymnospermen mit Pteridophyten für wahrscheinlich halte, damit nicht behauptet werden, dass die Angiospermen aus dem Typus des Pflanzenreichs entstammen müssten, den wir jetzt Gymnospermen nennen; denn sie können ebenso gut direct aus anderen Pteridophyten in Gestalt eines neuen Zweiges entstanden sein. Und endlich soll damit nicht gesagt sein, dass die Angiospermen sich alle auf zwei Urformen, einen monokotylen und einen dikotylen Urtypus, zurückführen lassen sollen. Was diesen letzten Punkt anbetrifft, so habe ich schon oben (pag. 216) sogar für systematisch einheitlich aussehende Ordnungen die Möglichkeit anerkannt, dass sie polyphyletisch seien, und habe im weiteren Verfolg dieser Anschauung gar keinen Grund zu zweifeln, dass selbständig in verschiedenen Florenreichen, ja sogar neben einander in demselben Florenreich, eine grosse Zahl verschiedener monokotyler und dikotyler Stämme mit je besonderem Anfange seit der Kreideperiode entstnden seien, von denen vielleicht eine gewisse Anzahl schon wieder gänzlich geschwunden ist, ohne Nachkommen für die Jetztwelt zu hinterlassen. Daraus geht auch zugleich hervor, dass nicht alle paläontologischen Reste, auch wenn wir sie in vortrefflich erhaltenem und gut bestimmbaren Zustande auffinden, nothwendiger Weise Stammformen der jetzigen Lebewelt gewesen sein müssen, und dass sie nicht immer Uebergangstypen darzustellen brauchen; dagegen können wir hoffen, dass unter den fossilen Pflanzen einzelne Stammformen herausgefunden werden mögen, wie es ja in älteren Perioden mit Ordnungs- und Gattungstypen, in dem jüngeren Tertiär dagegen mit Gattungen und Arten schon in reichem Maasse der Fall gewesen ist. Besonders aber geht daraus hervor, dass es unmöglich ist, die einzelnen Lebewesen der Jetztwelt durch genetische Bänder derart zu verknüpfen, dass daraus ein phylogenetisch sicheres natürliches System sich ergäbe, sofern es die Ordnungen der Blüthenpflanzen verknüpfen will.[1]) Dass es für Arten

[1]) An der einheitlichen Entstehung der Arten, Gattungen und vieler Ordnungen, welche letztere jede für sich einzeln darauf zu prüfen sind, halte ich als an dem Wahrscheinlicheren fest, wenngleich NÄGELI in »Abstammungslehre« pag. 468—469 auch eine andere Möglichkeit zu betonen scheint.

(auch Gattungen) möglich ist, habe ich durch das Kerner entlehnte Beispiel pag. 231 gezeigt, und es ist eigentlich ganz selbstverständlich, dass die Sorgfalt, welche man auf die einzelnen Arten und Unterarten verwenden muss, um wie bei *Tubocytisus* die natürlichen Verwandtschaftsbande aufzuspüren und sich in die Entwicklung eines einzelnen solchen eng begrenzten Formenkreises hineinzudenken, bei der Zusammenfügung von Ordnungen gar nicht mehr mit irgend welchem sicheren Erfolge aufgewendet werden kann, weil ihre Entwicklung erdperiodenweit hinter uns liegt.

Wir müssen also unseren Wünschen Bescheidenheit auferlegen und bekennen, dass wir nach der Methode erleuchteter älterer Systematiker vor dem Durchdringen descendenztheoretischer Ideen arbeitend auch jetzt noch fortfahren müssen, die »natürliche Verwandtschaft«, welche eigentlich Blutsverwandtschaft sein sollte, durch morphologische Combination zu ermitteln und dadurch ein annähernd natürliches System zu gewinnen. Was wir auch aus der Abstammungslehre und aus den länger oder kürzer im ersten allgemeinen Theil dieser Abhandlung vorgetragenen Grundsätzen für Gewinn ziehen möchten, um darnach das ganze System der Gegenwart umzumodeln und in lauter phylogenetisch zusammenhängende Entwicklungsreihen zu verwandeln, so lassen sich doch diese Versuche nicht allgemein durchführen. Der Gewinn liegt in anderen Dingen: abgesehen von dem richtigen Verständniss der »natürlichen Verwandtschaft« im Pflanzenreich, jenem Begriff, den die ältere Naturphilosophie nur sehr unglücklich handhabte und durch Schöpfungsideen erklären zu können vermeinte, ist zunächst die Kritik zur Beurtheilung der fertig vorliegenden Systeme geschärft; denn sie kennt wenigstens die Ziele, die zu erstreben sind, und wird also diejenigen systematischen Anordnungen verwerfen, welche sich von jenen Zielen mehr als andere entfernen. Zweitens aber ist der Begriff der morphologischen Vervollkommnung der Organe geläutert, und in dieser Beziehung ist Nägeli's »Abstammungslehre« als der neueste Fortschritt zu bezeichnen, den die Wissenschaft gemacht hat, um die in der Systematik verwendeten morphologischen Merkmale phylogenetisch zu betrachten, aus ihnen ein Bild von einfachem und zusammengesetzterem Bau, niederer und höherer Ausbildung zu erhalten, und damit zugleich eine Richtschnur für die Principe, nach denen wir das zu erstrebende »natürliche« System anordnen können.

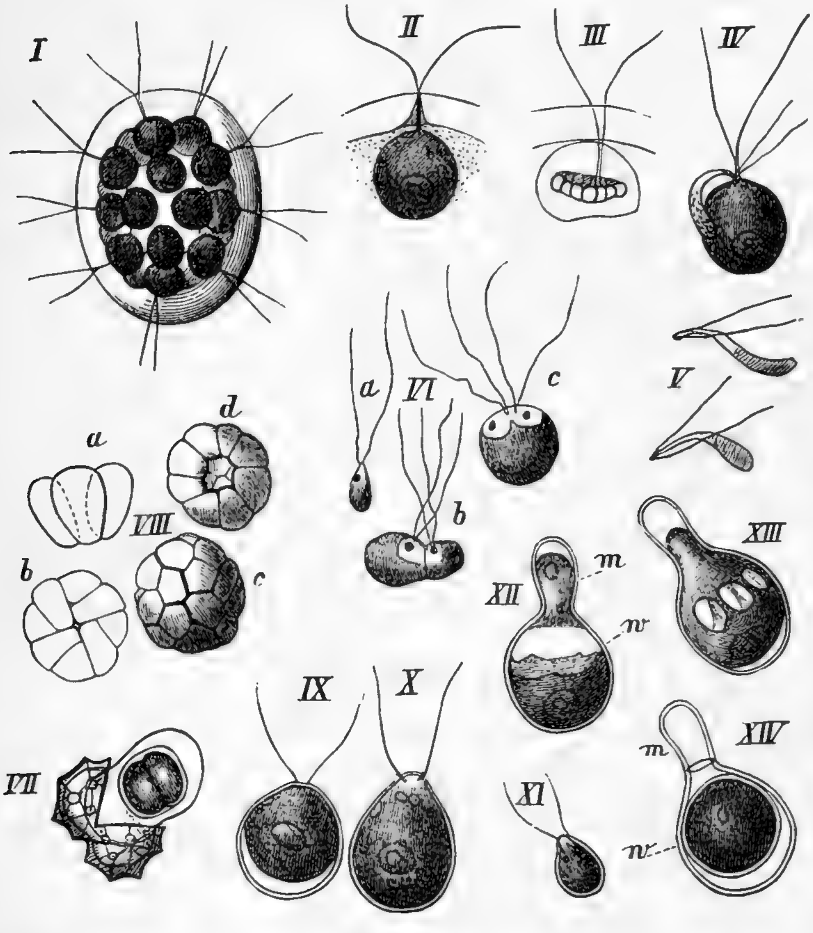
Bedeutung der ontogenetischen Periode für das System. — Es ist von Vortheil, da diese Principien sich naturgemäss auf das ganze Pflanzenreich erstrecken, etwas weiter auszuholen und die allgemeinen Grundsätze des von Nägeli entwickelten Gedankenganges[1]) zu dem Zweck hier mit aufzunehmen.

»Das Pflanzenreich beginnt mit Zellen; es muss daher für die Betrachtung der phylogenetischen Entwicklung, insofern dieselbe als Generationenfolge aufgefasst wird, die Zelle als die einfachste uns bekannte selbständige Einheit zu Grunde gelegt werden«. Bei den niedersten Pflanzen genügt die Kenntniss einer Generation zur vollständigen Kenntniss ihres ganzen Entwicklungsganges, da bei steter Aufeinanderfolge von Zellen mit gleichen Tochterzellen sich alle Generationen gleichen; sobald aber die Zellgenerationen ungleich werden und damit ein »Generationswechsel« eintritt, gehört zur Kenntniss dieser weiter vorgeschrittenen Pflanzen die eines ganzen »Cyklus« von Generationen, wobei unter »Cyklus«, wie in der vergleichenden Morphologie, eine Reihe von einem be-

---

[1]) Mechanisch.-physiol. Theorie d. Abstammungslehre, Cap. VIII und IX.

stimmten Ausgangspunkt bis zur Wiederkehr eines gleichen Endes verstanden wird. Dieser Cyklus von Zellgenerationen wird als »ontogenetische Periode« bezeichnet. In dieselbe fällt ein »Generationswechsel« im gewöhnlichen Sinne (bei den Sporenpflanzen!) hinein, wenn die einzelnen Generationen nach ihrer reciproken Entstehung sich von einander trennen und auf einander folgende selbständige, physiologische und morphologische Individuen von ungleichem Charakter darstellen; bleiben sie mit einander verbunden zu einem einheitlichen physiologischen Individuum (z. B. bei einem dikotylen Baume), so fällt der gewöhnliche Begriff des Generationswechsels innerhalb der ontogenetischen Periode fort. Natürlich kommt es daher für Beurtheilung des Generationswechsels auf die Feststellung der »Individualität« an; viel wichtiger aber als diese mehr formelle Frage ist es, dass für den Generationswechsel und die ontogenetische Periode der nämliche Ausgangspunkt gewählt werde. Dieses ist auch bei der Prüfung der natürlichen Verwandtschaft in der grossen Stufenfolge des Pflanzenreichs von besonderer Bedeutung, weil nur in diesem Falle die verschiedenen Stufen der phylogenetischen Reihen sich richtig mit einander vergleichen lassen.



(B. 501.) Fig. 3.

I—V Colonie und einzelne Individuen derselben von *Eudorina.* VI Copulirende Geschlechtszellen (Generation D) von *Pandorina.* VII—VIII Keimung und Weiterentwicklung der geschlechtlich erzeugten Generation (A) von *Volvox.* IX—XIV Generationen von *Chlamydomonas pulvisculus:* IX Die ungeschlechtliche Pflanze, eine Wiederholungsgeneration B_n; X und XI die weibl. und männl. Zelle der androgynen Generation D_1; XII und XIII dieselben nach vollzogener Copulalation D_2; XIV Das Geschlechtsprodukt als Anfang einer neuen Generation A.

Am natürlichsten wird der Befruchtungsact als Grenze zwischen zwei auf einander folgenden Cyklen angenommen, weil er zwei Individuen oder Generationen von einander scheidet. Eine der Generationen kann sich eine unbestimmte Zahl von Malen in gleicher Weise wiederholen und ihre Reihe mag dann als »Wiederholungsgenerationen« bezeichnet werden; bei den geschlechtslosen Pflanzen steht eine einzelne Sporengeneration einer ganzen oft sehr langen Reihe von Wiederholungsgenerationen gegenüber. Wenn wir mit $B_1 \dots B_n$ die Wiederholungsgenerationen bezeichnen, mit A die geschlechtlich erzeugte Generation einer sexuell sich vermehrenden Pflanze; mit C die letzte der Wiederholungsgenerationen, welche die Ausbildung der Geschlechtszellen vorbereitet; mit D die Geschlechtsgeneration (»androgyne« Generation) selbst, so gilt für einen solchen ontogenetischen Cyklus folgendes Schema: $A\ B_1 \dots B_n\ C\ D$.

In der androgynen Generation mag man das Stadium der getrennten männl. und weibl. Zellen als D_1 und das nach der Verschmelzung beider als D_2 unterscheiden, um dies Alles in eine einzige Generation hineinzulegen.

Als Beispiel für eine solche, nur niederen geschlechtlichen Pflanzen zukommende ontogenetische Periode mögen die Volvocineen und speciell *Chlamydomonas* dienen. (Die Figur hierzu ist FALKENBERG's Abhandlung in Bd. II, pag. 281 entlehnt, wo die ausführliche Darstellung des Lebensganges besonders auf pag. 283—284 für *Chlamydomonas* zu suchen ist.)

Die Wiederholungsgenerationen (Fig. 3, IX) stellen einzellige, durch wiederholte Zweitheilung mit freiwerdenden Tochterzellen sich vermehrende Pflänzchen dar; hernach bilden sich die (in der Figur nicht abgebildeten und morphologisch von den Generationen B nur wenig abweichenden) Geschlechtsindividuen C, von denen die weibl. 2—4 Schwärmzellen in einer Mutterzelle erzeugen, die männl. 8 so viel kleinere. Diese letztere androgyne Generation D_1 bildet eine Zygospore D_2, und diese zerfällt nach längerer Ruhezeit in mehrere Schwärmzellen, die geschlechtserzeugte neue Generation A, welche die B-Generationen folgen lässt. — Bei den verwandten Gattungen sind die zweiwimperigen Individuen der Wiederholungsgenerationen zu 16—∞zelligen »Colonien« oder Zellfamilien vereinigt (Fig. 3, I—VIII); bei *Eudorina* und *Volvox* wird aber zugleich vor der Ausbildung der weibl. Geschlechtszellen eine Generation (nämlich C) unterdrückt, indem die sonst diese besondere Generation bildenden Zellen von B_n ungetheilt bleiben und direkt zu weibl. Geschlechtszellen werden; es ist also die ontogenetische Periode in diesem Falle: $A\ (B_1 \ldots\ldots_n + C)\ D$ ♀. —

Ganz anders stellt sich die ontogenetische Periode bei vielen höheren Algen dar, von denen z. B. die Fortpflanzung bei *Chara*[1]) und *Fucus*[2]) als gut bekannt in diesem Sinne besprochen werden mag; bei *Fucus* verwandelt sich die schematische Formel für die ontogenetische Periode in folgende: $(D + A + B_1 \ldots\ldots B_n + C)$. Es muss nämlich hier die Grenze für den mit dem Befruchtungsakt schliessenden und hernach neu beginnenden Cyklus zwischen C und D angesetzt werden, weil die Geschlechtsorgane bildende Generation C (d. h. ein fruchtbarer Spross einer nach längerer Vegetationsdauer herangewachsenen Wiederholungsgeneration) die männl. und weibl. Zellen selbst in Freiheit entlässt und sie als eigene androgyne Generation D_1 im getrennten und D_2 im copulirten Zustande umherschwärmen lässt; aus der befruchteten Eizelle aber entwickelt sich ohne weiteren markirten Generationswechsel, ja sogar ohne ein vorhergegangenes Ruhestadium, die junge Keimpflanze. Aehnlich bei *Chara*. — Die Formel für die ontogenetische Periode von *Acetabularia*[3]) dagegen, welche Alge einen höchst bemerkenswerthen Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Reproduktion zeigt, ist nach demselben Schema: $(D + A + B_1 \ldots B_n)\ C$.

Es möge nun noch die Betrachtung der ontogenetischen Periode von *Coleochaete* folgen, welche Alge für die verwandtschaftliche Verknüpfung der Chlorophyceen mit der höheren Entwicklungsstufe der Archegoniaten, speciell der Lebermoose, herangezogen ist. (Die Fig. 4 hierzu ist wiederum FALKENBERG's Abhandlung in Bd. II, pag. 250 entlehnt.)

Die überwinternde Zygospore besteht aus einer in Rindenzellen eingeschlossenen Zellkugel (Fig. 4, VI und V) entsprechend der Generation D_2; nach dem Ueberwintern verwandelt sich dieselbe in einen Gewebekörper (Fig. 4, IV), von dem der Inhalt jeder einzelnen Theilzelle zu einer Zoospore wird; diese Zoosporen stellen somit die geschlechtserzeugte Generation A, durch Generationswechsel getrennt, dar. Die zur Ruhe gekommenen Schwärmzellen wachsen zu neuen Algenthallomen weiter und bilden den Anfang der Wiederholungsgenerationen $B_1 \ldots B_n$, welche sich durch aus allen vegetativen Zellen mögliche Zoosporenbildungen vielfach selbständig wieder-

[1]) Vergleiche FALKENBERG's Abhandlung in Bd. II dieses Handbuches, pag. 241 mit Fig. 13.

[2]) Vergleiche FALKENBERG's Abhandlung in Bd. II, pag. 211 mit Fig. 7.

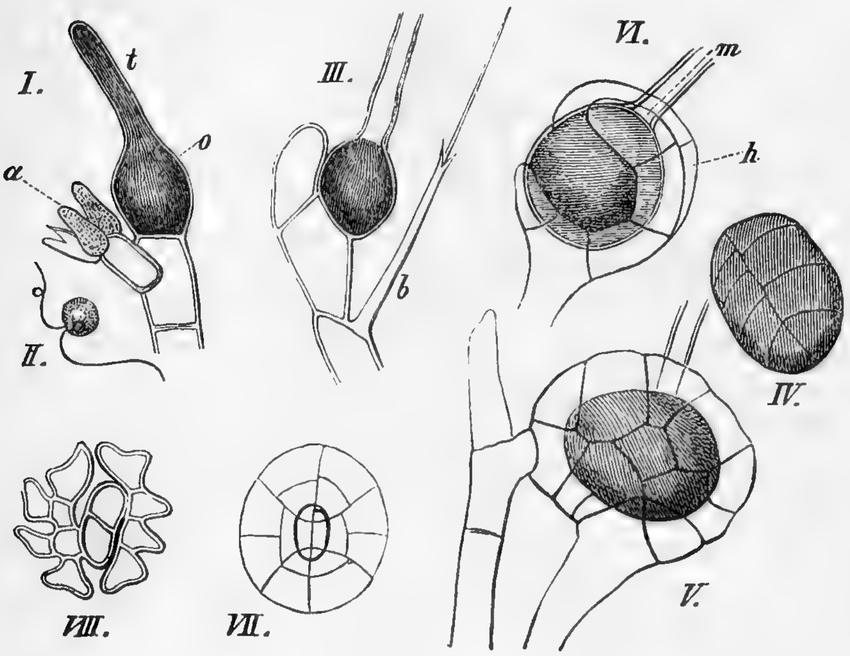
[3]) Vergleiche FALKENBERG's Abhandlung in Bd. II, pag. 269—271 mit Fig. 19.

holen. Endlich kommt eine geschlechtserzeugende Generation C mit der androgynen Generation D_1 (Fig. 4. I—III), welche eine Zygospore D_2 bildet, von welcher die Betrachtung der ontogenetischen Periode ausging.

Die Periode würde also wiederum mit

A B_1 . . . . B_n C D, oder weil sich die geschlechtlich erzeugte Generation unmittelbar an die androgyne Generation anschliesst und hernach erst durch Schwärmzellenbildung in mehrere Einzelpflanzen B_1 zerfällt, besser mit

B_1 . . . . . B_n C D A zu bezeichnen sein.



(B. 502.) Fig. 4.

I—VI Entwicklung der androgynen Generation (D) und der geschlechtlich erzeugten Generation (A) von *Coleochaete pulvinata*; I die männl. (a) und weibl. (o mit t) Organe auf der geschlechtserzeugenden Generation C; II männl. Generation D_1, III weibl. Generation D_1, IV—VI dieselbe Generation nach der Copulation D_2, in Fig. V und VI mit den Rindenzellen. — VII—VIII Keimung anderer Coleochaeten.

Dies ist also im Ganzen genommen eine ontogenetische Periode wie bei der oben betrachteten und in Fig. 3 dargestellten *Chlamydomonas*, eine solche von deutlich niederem Charakter wegen der Trennung in verschiedene Einzelgenerationen. Trotzdem ist *Coleochaete* wegen der morphologischen Ausbildung der androgynen Generation, besonders wegen des schnabelartigen Fortsatzes am weibl. Organ (Fig. 4, I t) und wegen der Ausbildung der Rindenzellen für eine Alge hoher Organisation erklärt, so dass FALKENBERG[1]) für ihre Belassung bei den Chlorophyceen (an Stelle der verlangten systematischen Stellung zu den Florideen) einzutreten Veranlassung fand. Aber damit nicht genug hat man gerade in *Coleochaete* aus den genannten morphologischen Erscheinungen der androgynen Generation eine Uebergangsform zu den Archegoniaten, zu den Lebermoosen gesucht, was sowohl FALKENBERG[2]) angedeutet, als auch GÖBEL[3]) in seiner Abhandlung über die Muscineen weiter ausgeführt hat.

Nun ist aber die ontogenetische Periode eines Lebermooses im Sinne der hier angegebenen Formel folgende: (B_1 . . . . . B_n + C) (D + A), indem das auf die androgyne Generation D folgende Sporogon A ohne Generationswechsel sich an diese anschliesst, und dann durch Ausstreuung der Sporen einen neuen Cyklus von Wiederholungsgenerationen beginnt, an denen ohne Generationswechsel periodisch die Geschlechtssprosse C hervortreten. NÄGELI ist nun der Meinung,[4]) dass die zusammengezogene ontogenetische Periode der Moose zu weit abstehe

[1]) Am angegebenen Orte, pag. 252—253.

[2]) Bd. II dieses »Handbuches«, pag. 237.

[3]) Bd. II dieses »Handbuches«, pag. 400.

[4]) Abstammungslehre, pag. 473.

von derjenigen von *Coleochaete*, als dass die angenommene Verbindung mehr als Andeutung sei, Andeutung äusserlich morphologischer Art. — Es ist hier nicht der Ort, diese Frage sachlich zu erörtern, denn sie soll nur als Beispiel principieller Art für den Begriff des »natürlichen Systems« und seine Arbeitsmethode dienen. Und in diesem Sinne lässt sich sagen: Die morphologische Betrachtung der Sexualorgane zeigt Homologie zwischen *Coleochaete* und Lebermoosen; dass keine natürliche Verwandtschaft positiver Art zwischen ihnen herrscht, geht aus Nägeli's Ableitung hervor; es geht überdies daraus hervor, dass *Coleochaete* schon durch ihre ontogenetische Periode einem Kreise verwandter Algen zugewiesen wird, welche ihrerseits den Moosen fernstehen; denn die natürliche Systematik hat für die Feststellung der Verwandtschaft die ontogenetische Periode ebenso abzuwägen als die Organbildung der einzelnen Pflanzen. Trotzdem dass nun keine Verwandtschaft im wirklichen Sinne für das natürliche System zwischen Chlorophyllaceen und Lebermoosen in *Coleochaete* gefunden ist, bringt doch die gefundene Homologie einiger Sexualorgane die natürliche Systematik bedeutend weiter, indem ihr dadurch die Mittel gegeben werden, die getrennten Entwicklungsstufen des Pflanzenreiches in eine morphologische Reihe zu ordnen, gerade so, als ob man wirkliche Verwandtschaft beobachtet hätte. Denn Jedermann wird die Anordnung: *Chlorophyceae — Hepaticae . . Bryaceae — Pteridophytae*, morphologisch beobachtet und systematisch-verwandt gedacht für richtig anerkennen müssen, obgleich z. B. auch Göbel[1]) betont, dass die Moose nach oben hin keine wirklichen Anknüpfungspunkte zeigen. —

Um die Betrachtung der ontogenetischen Periode hier abzuschliessen, sei noch hinzugefügt, dass im Reiche der Blüthenpflanzen keine Verschiedenheiten sich finden, da sie alle sich durch die Regelmässigkeit ihres Heranwachsens aus geschlechtlich erzeugten Samen und Erzeugung neuer Samen an geschlechtlichen Blüthensprossen vor den übrigen Pflanzen auszeichnen; allerdings zeigen die Gymnospermen einige geringere Besonderheiten, deren zum Theil in der »Morphologie der Phanerogamen« Erwähnung geschah.[2]) Durch die Besonderheit ihrer ontogenetischen Periode ohne physiologischen Generationswechsel weisen die Blüthenpflanzen eine wirkliche Verwandtschaft durch Uebergänge dargestellt mit den gefässführenden Archegoniaten, auch mit den Rhizocarpeen, überhaupt zurück und beschränken die natürliche Systematik in diesem wichtigen Punkte auf morphologische Vergleiche, welche zur Aufgabe nehmen, die Homologie gewisser Organe abzuleiten. Und auf deren Grund ist die weitere Stufenleiter: *Pteridophytae — Gymnospermae — Angiospermae* abgeleitet, von welcher schon früher vielfach die Rede war (siehe z. B. pag. 184).

So ist also der natürlichen Systematik schon in der Grundlage das Entwirren phylogenetischer Verwandtschaftsfäden genommen, wie ja auch früher aus allgemeinen Gründen abgeleitet wurde, und nur in seltenen Fällen wird der glückliche Zufall in den Klassen und Ordnungen der Hauptreiche in der jetzigen Pflanzenwelt phylogenetisch zusammenhängende Reihen als günstiges Forschungsobject aufbewahrt haben. Da diese an Zahl geringeren Fälle der Systematik nicht genügen, weil sie alle isolirten, d. h. nicht mehr durch wirkliche Verwandtschaftszeichen unter ein-

[1]) Bd. II dieses »Handbuches«, pag. 401.

[2]) Bd. I dieses »Handbuches«, pag. 689—690.

ander zusammenhängende Ordnungen ausschliessen, so ist auch die Operation der natürlichen Systematik innerhalb der Blüthenpflanzen grösstentheils dieselbe, wie bei der Feststellung der grossen Stufenleiter im ganzen Pflanzenreich: es wird eine morphologische Stufenleiter durch principiell richtige Beobachtungen festgestellt, in welche die einzelnen Ordnungen der Blüthenpflanzen möglichst ungezwungen und unter Beobachtung aller ihrer inneren und äusseren Eigenschaften hineingebracht werden, natürlich so, dass die unzweifelhaft phylogenetisch zusammenhängenden Reihen von Ordnungen womöglich nicht durch das morphologisch aufgestellte Classificationsprincip aus ihrem Zusammenhange gebracht werden.

Phylogenetische Anordnung der Merkmale für die Eintheilung der Phanerogamen. — Wir haben daher jetzt die Aufgabe, vom morphologischen Gesichtspunkte aus für das natürliche System eine solche Stufenfolge abzuleiten, die in sich etwa der Anschauung von gesteigerter Organisationshöhe in den als feststehend anerkannten Reichen der Thallophyten bis zu den Angiospermen entsprechen würde. Längst hat die vergleichende Blüthenmorphologie den Untergrund dazu geliefert, indem sie den Begriff »einfacher« und »hochzusammengesetzter«, bezüglich durch starke Metamorphose von ihren Ursprungsorganen am weitesten entfernter Blüthenconstructionen entworfen hat.[1]) Aber bisher sind die Ziele auf diesem Felde, obgleich schon die alte Systematik sie unbewusst und die neuere Systematik bewusst in sich getragen und darnach gearbeitet hat, niemals einheitlich verwerthet worden; dagegen haben sie jüngst von Nägeli in Fortsetzung des schon eben berührten Gedankenganges wenigstens eine einheitliche und für die Zwecke des natürlichen Systems unmittelbar verwendbare Darstellung erfahren, weshalb wir diesem Autor weiter folgen wollen; es ist dabei für die Zwecke dieser Abhandlung jedoch nöthig, stellenweise durch Ergänzungen und weiter ausführende Beispiele für die Aufstellung meines eigenen Classificationsprincipes im System der Blüthenpflanzen vorzubereiten.

»Die Phanerogamen,« sagt Nägeli, »in deren Gruppe sich keine phylogenetischen Reihen feststellen lassen, weil diese einen genau bestimmten Charakter haben müssen und weil die dafür bekannten Beispiele nicht ausreichen, bieten dagegen einen Ueberfluss von Thatsachen, um die phylogenetische Entwicklungsgeschichte der einzelnen Merkmale zu studiren. Das Princip ist natürlich das nämliche, wie für den stufenweisen Fortschritt eines phylogenetischen Stammes, nur mit dem Unterschiede, dass beim letzteren immer alle seine Merkmale bezüglich ihres stillstehenden oder fortschrittlichen Verhaltens zu berücksichtigen sind. «Die Merkmale sind sowohl im Aufbau der Caulome, als in der Gestaltung, Anordnung und Verwachsung der Phyllome überhaupt, und endlich ganz besonders im speciellen Aufbau der Blüthe zu suchen. Im Aufbau der Caulome besitzt die einfachste Entwickelung gleichwerthige, unten Laubblätter und am Achsenende Blüthenblätter tragende Strahlen, während bei höherer Entwicklung ungleichwerthige, nach bestimmtem Verzweigungsschema angeordenete Strahlen entstehen; (vergleiche darüber das in der »Morphologie«, Bd. I. pag. 639—646 Gesagte.) Unter Berücksichtigung der thatsächlichen Verhältnisse hat man als höchste Entwicklung wohl solche Sprosssysteme zu betrachten, an denen nicht unmittelbar jedes laubblatttragende Caulom in eine Blüthe oder Inflorescenz

[1]) Die durch Zunahme der Metamorphose im Vergleich mit den Ursprungsorganen stets complicirter gebauten Blüthen entsprechen dem Sinne von Vervollkommnung der Organisation, wie es oben (pag. 182) angedeutet wurde.

ausläuft, sondern wo entweder durch vorherige Anlage eines die blüthentragende Achse fortsetzenden und überlebenden Seitensprosses ein unbegrenzter Verjüngungsmodus eintritt, oder wo die eine Klasse von Achsen sich unbegrenzt zu Laubblattsprossen weiterentwickelt und die Blüthen oder Blüthenstände nur seitlich trägt. Abgesehen von der Anordnung der Verzweigungen geben die Metamorphosen der Caulome noch Anhaltspunkte für gesteigerte Entwicklung (vergl. »Morphologie«, Bd. I. pag. 661—668).

Die Phyllome geben Merkmale gesteigerter Entwicklung zunächst in der Gestalt des einzelnen Blattes mit Anpassungs-Metamorphosen solcher Art, wie sie nur unter fortgesetzt divergenter Weiterbildung denkbar sind; ausserdem durch ihre Differenzirung in die verschiedenen, Nieder-, Laub-, Hoch- und Blüthenblätter genannten Abtheilungen, welche zuerst durch sanfte Uebergänge mit einander verbunden gedacht werden müssen, dann aber in schroffer und unvermittelter Aufeinanderfolge unter gleichzeitiger Herabsetzung der Internodien auf eine geringere Zahl sich zeigen. Von besonderer Wichtigkeit sind dann noch ihre Stellungsverhältnisse, die in die beiden Abtheilungen der rectiseriirten oder gequirlten, und der curviseriirten oder spiralig gestellten Blätter gebracht wurden. (Vergl. »Morphologie«, Bd. I., pag. 609 bis 616.) NÄGELI betrachtet in einer meiner eigenen Anschauung völlig entsprechenden Weise die fortlaufende Spiralstellung als die phylogenetisch ursprüngliche, aus welcher durch wechselnde Verkürzung der Internodien die Quirlstellung abzuleiten sei; tritt Mangel an Raum ein, so können die Blattränder durch Verwachsung eine noch weitergehende Veränderung bilden, welche ja nicht sehr selten an gegenständig-gekreuzten Blättern der Laubregion (z. B. bei *Lonicera Caprifolium, Dipsacus, Silphium)* zu beobachten ist. Dass endlich mehrere auf einander folgende und nach richtiger Alternanz mit einander gekreuzte Blattquirle unter stärkster Verkürzung des sie trennenden Internodiums unter sich verwachsen, ist die am weitesten in diesem Sinne aus den ursprünglich einzelnen Blättern in Spiralstellung vorgeschrittene Veränderung, welche aber nur aus der Region der Blüthenphyllome bekannt ist.

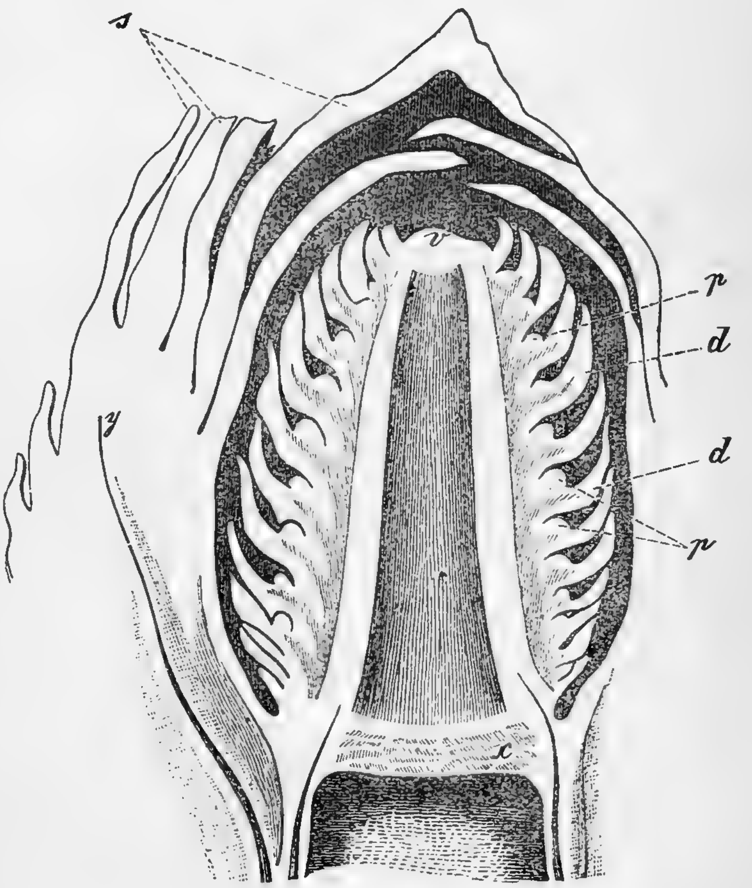
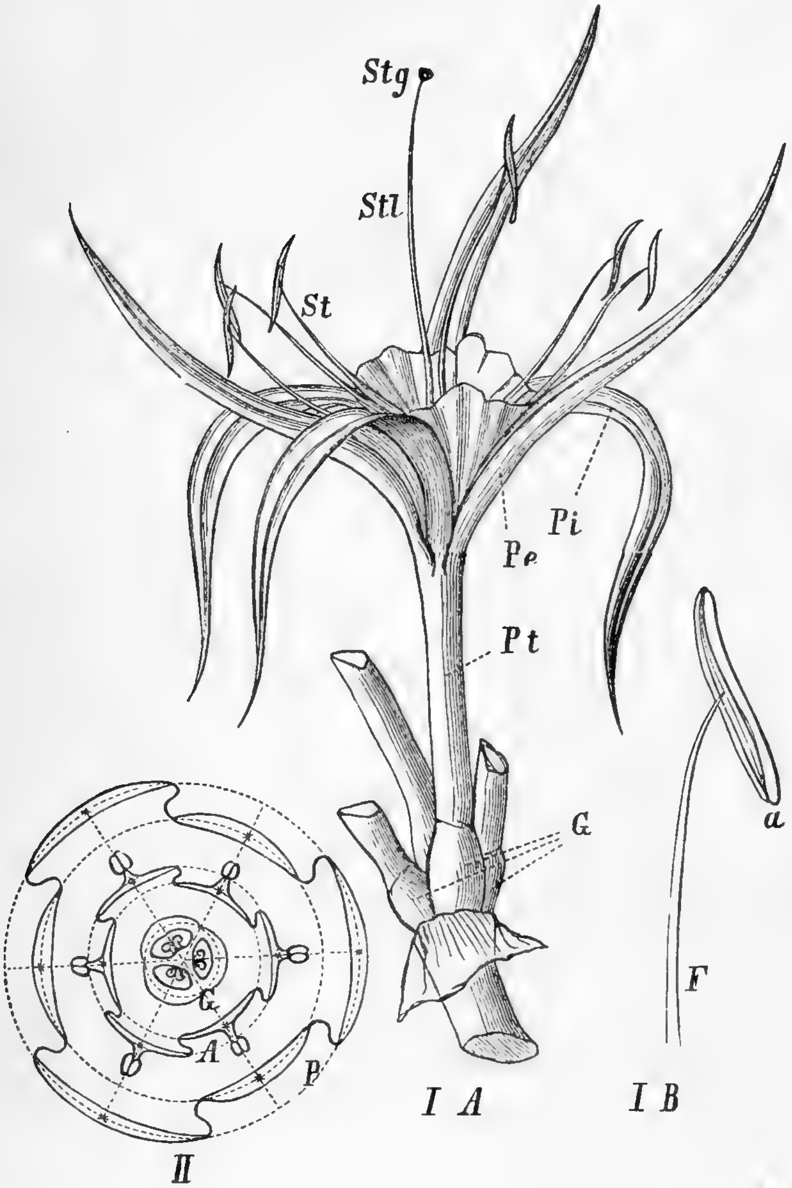


Fig. 5. (B. 503.)
Längsschnitt durch eine weibl. Blüthe von *Abies:* d Deckschuppen, p die Samenschuppen.

Die Blüthen, deren Betrachtung im Sinne der phylogenetischen Morphologie die grösste Bedeutung hat, weil die hier erlangten Merkmale zäher als in der rein vegetativen Region festgehalten werden, müssen nach zunehmender Umgestaltung der für sie ursprünglich gegebenen Theile abgeschätzt werden. — Wir können noch jetzt ihren phylogenetischen Anfang im Vergleich einer Sporangien

tragenden Aehre von *Lycopodium clavatum, inundatum* oder ähnlichen Arten und einer weiblichen »Blüthe« von *Dammara* oder einer verwandten Conifere ahnen, wo der Begriff der »Blüthe« als der eines mit fruchttragenden Phyllomen spiralig besetzten kurzgestreckten Caulomendes gegeben ist.

Auch auf dieser untersten Stufe entstehen alsbald, ohne im äusseren Ansehen



(B. 504.) Fig. 6.

Hymenocallis (Amaryllideae) als Beispiel einer hochentwickelten monokotylen Blüthe. — I A Einzelne Blume neben 3 abgeschnittenen sitzend; G deren unterständige Fruchtknoten, deren Querschnitt aus dem Diagramm in II, G ersichtlich ist. Das Perianthium besteht aus 2 Cyklen Pe und Pi, welche untereinander zu einem gemeinsamen Rohr Pt verwachsen sind; dasselbe ist mit den aus 2×3 Staminen bestehenden Andröceum der Fall.

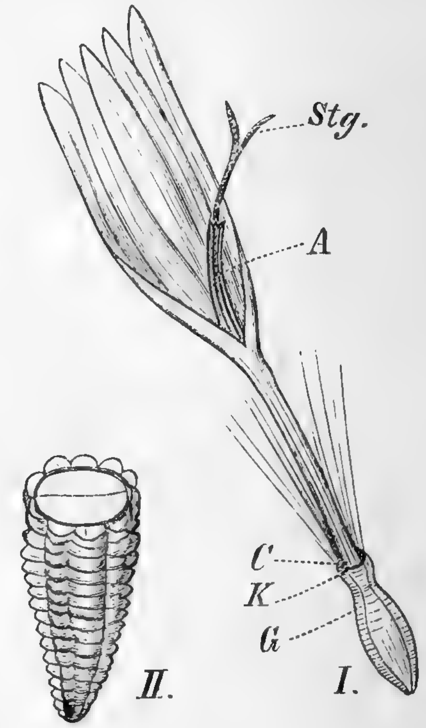


Fig. 7. (B. 505.)

Urospermum (Composite) als Beispiel einer hochentwickelten dikotylen Blüthe. — I Blüthe vor der Befruchtung mit unterständigem Fruchtknoten G; II der letztere nach der Samenreife im unteren Querschnitt.

viel Veränderungen zu gewinnen, complicirtere Verhältnisse, an welche die hier beigefügte (aus Göbel's Abhandlung, Bd. III, Th. I, pag. 275 wiederholte) Fig. 5 von einer jugendlichen weiblichen Tannenblüthe erinnern soll: trügen die mit d bezeichneten Deckschuppen die Samenknospen direct, so wäre die eben geschilderte höchst einfache Blüthenform auch hier vorhanden; dadurch aber, dass in ihrem Achselgrunde Deckschuppen (p) eingeschoben werden, welche erst ihrerseits die Samenknospen tragen, kommt schon ein complicirterer Zustand heraus.

Von diesem untersten Zustande spiralständiger Fruchtblätter oder in weiterem Fortschritt spiralständiger unfruchtbarer Blüthenblätter, welcher in der »Morphologie« am zugehörigen Orte mit dem Namen »aphanocyklisch« belegt

wurde,[1]) geht dann die Anordnung der Blüthen- und Sexual-Phyllome durch Mischung von Quirlen mit Wirteln hindurch zur richtigen alternirenden Quirlstellung, zu den sogenannten »cyklischen« Blüthen über.

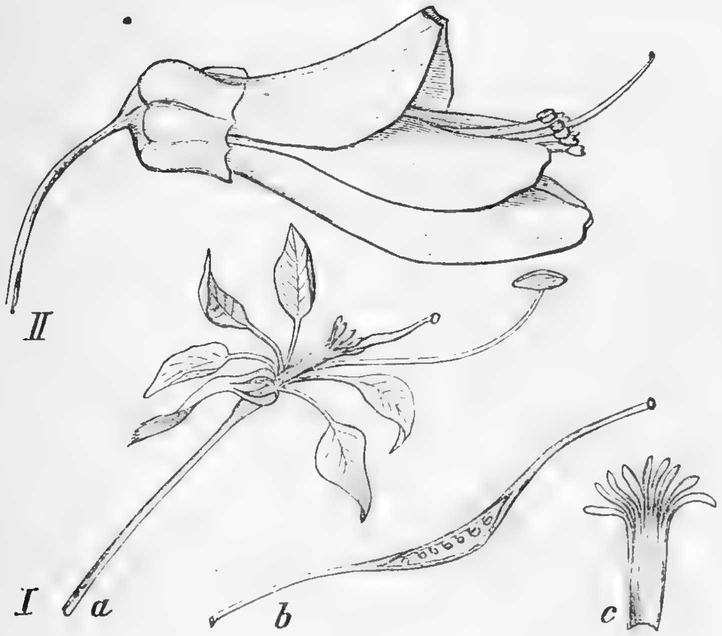
Um sogleich anschaulich zu machen, zu welchen Umgestaltungen die Weiterentwicklung auf diesem Wege führt, ist zum Vergleich mit der einfachen Tannenblüthe in Figur 6 eine hohe Monokotyle diagrammatisch erläutert. Die Phyllome dieser Blüthe sind alle echt cyklisch und alle 5 Cyklen unter einander verwachsen, nämlich zunächst die beiden Kreise der Blüthenhüllblätter, dann die beiden Kreise der ♂ Staubblätter, welche wiederum eine trichterige Hülle am Grunde gebildet haben und mit dieser dem gemeinsamen Blumenrohre aufsitzen. Endlich ist auch der eine Kreis der Eiblätter unter sich verwachsen und bildet mit dem Sprossende, welches die ganzen Blüthenphyllome als Achse trägt, den unterständigen Fruchtknoten als unterstes Glied der Blüthe, obgleich der Kreis der Eiblätter (Ovarien) als innerster der Blüthe ursprünglich hoch über den vorhergegangenen steht. — Ein zweites durchaus anders erscheinendes Beispiel von hoch veränderter Blüthenbildung gegen den einfachen Urtypus liefert die in Fig. 7 dargestellte Einzelblüthe aus der Kopfinflorescenz einer Composite: Der unterständige Fruchtknoten ist auch hier zu finden; aus zwei Eiblättern gebildet, wie die zwei Narben (Stg.) auf der Griffelspitze beweisen, trägt derselbe aber doch nur eine Samenknospe in seiner Höhlung, welche sich zu einem grossen dikotylen Embryo (in II durchschnitten in dem mit Haken versehenen Achänium liegend) entwickelt. Der Kelch zeigt nichts mehr von seiner ursprünglichen Blattnatur und von der Zahl der angelegten Einzelorgane, sondern ist in einen Haarkranz von sehr nützlicher physiologischer Bedeutung für Verbreitung der Früchte aufgelöst; die Corolle ist in sich zu einem langen Rohr verwachsen, oberhalb einseitig aufgeschlitzt und zeigt in einer merkwürdigen zygomorphen Bildungsweise sämmtliche 5 Einzelblätter in einem aufgerollten Bande; die 5 Staubblätter stehen mit ihren Trägern unter sich frei in dem Corollentubus, aber haben die Antheren in ein neues gemeinsames Rohr verschmolzen, aus welchem der Griffel herausragt. Die Beispiele Fig. 6 und 7 sind in ihrer gesteigerten Umbildung aus dem morphologischen Blüthengrundplan der Art verschieden, dass bei *Hymenocallis* das Verwachsen je zweier auf einander folgender alternirender Cyklen eine höhere Umbildung als bei *Urospermum* bedeutet, während letztere Pflanze durch die Einsamigkeit eines aus 2 (statt der zu erwartenden Zahl von 5) Fruchtblättern bestehenden Fruchtknotens, durch die Umgestaltung des Kelches und einseitige Schlitzung der Corolle Umbildungen stärkerer Art vor *Hymenocallis* voraus hat.

Diese Beispiele werden am deutlichsten gezeigt haben, worauf es in der Frage nach der morphologischen Entwicklungshöhe einer Blüthe ankommt; einzelne allgemeine Bemerkungen sind noch hinzuzufügen. Von dem hier einzunehmenden Standpunkt aus erscheint eine spiroidische Blüthe mit unbestimmter Zahl von Gliedern in den Phyllomorganen, zumal wenn diese noch mit einander durch sanfte Uebergänge verbunden sind, als eine von niederer Bildung; so also z. B. die *Nymphaea*-Blüthe, sofern man die Petalen und Staminen durch Uebergangsbildungen verbunden in fortlaufender Spirale angeordnet betrachtet, aber es ist natürlich die Blüthe dann nur in dieser einen Hinsicht als

---

[1]) Band I dieses »Handbuches«, pag. 711. — NÄGELI schlägt dafür das bezeichnendere Wort »spiroidisch« vor, ebenso an Stelle des Wortes »hemicyklisch« zur Bezeichnung der Uebergänge zwischen spiroidisch und cyklisch die Bezeichnung »spirocyklisch«; (a. a. O., pag. 496). Auch hier soll von dieser Bezeichnung Gebrauch gemacht werden.

niederer Bildung angehörig zu betrachten, während sie in vielen anderen hoher Bildung sein kann. Weitere Fortschritte würden dann herbeigeführt zunächst durch Auslöschung der Uebergangsphyllome von nicht scharfer Function, dann aber durch Reduction der unbestimmten Zahl von Gliedern auf eine ganz bestimmte, welche sich alsbald zur Quirlstellung ordnen werden. Das letztere ist in den Blüthen vieler Ranunculaceen zu bemerken, wenn man nämlich Gattungen wie *Trollius* mit *Anemone*, *Ranunculus* und *Aconitum* vergleicht: in derselben Ordnung hat man also zuweilen schon verschiedene Stufen neben einander. — Die Quirle oder Blüthenwirtel (Cyklen) selbst treten als insgesammt höhere Stufe auf, besonders dann, wenn ihre Zahl eine ganz bestimmte, die Anordnung der einzelnen Organe eine feststehende wird; das letztere ist am stärksten hervortretend in den zygomorphen Blüthen, bei denen mehr als irgendwo eine feste Orientirung zur Abstammungsachse Regel geworden ist. Dabei besonders treten Reductionen in den Gliedern einzelner Cyklen auf, welche scheinbar das sonst durchgeführte Alternanzgesetz stören, wie z. B. bei den Labiatifloren mit der Formel K(3:2) C(2:3) A0:2:2 G(2).[1] Auch dadurch können weiter fortentwickelte Zustände entstehen, dass Cyklen mit den sie tragenden Internodien vielleicht sogar ohne Aenderung der früheren Stellungsverhältnisse ausfallen, so dass aus in regelmässiger Alternanz gestellten Cyklen opponirte sich ableiten. Nägeli[2]) hält die höchsten Stufen der Entwicklungsreihen für erreicht, »wenn in der Blüthe die Quirlbildung vollständig und die Reduction am weitesten durchgeführt ist; wir müssten es als das nicht zu überschreitende Ende ansehen, wenn jedes qualitativ verschiedene und als nothwendig erscheinende Organ, nämlich Kelch (als Schutz der Blüthenknospe), Krone (zur Anziehung der Insekten), Staubgefässe und Stempel bloss je in einem einzigen Quirl vertreten und wenn dieser Quirl bis auf ein einziges Phyllom geschwunden wäre, was beim *Andröceum* und *Gynäceum* zuweilen der Fall ist«. —



(B. 506.) Fig. 8.

I a Blüthe von *Casparea porrecta* (Caesalpiniaceen); b das Ovarium allein, c die 9 verwachsenen und das Ovarium von oben deckenden Staminodien. II Blüthe von *Edwardsia grandiflora* (Papilionaceen, Tribus Sophoreen).

Dieses »nicht überschreitbare Ende« wird sich naturgemäss nur selten realisiren, nur in den durch hohen, fortgesetzten Zygomorphismus zum Abortus vieler Glieder desselben Cyklus befähigten Organen, wenn die verschiedenen Blüthencyklen neben einander fortbestehen sollen. Die nebenstehende Fig. 8 zeigt durch Vergleich von zwei verschiedenen Blüthenbildungen aus der Klasse der Legumi-

---

1) Ueber die Methode dieser Blüthenformeln vergleiche das in der »Morphologie«, Bd. I., pag. 719 dieses »Handbuches« Gesagte.

2) Abstammungslehre, pag. 501.

nosen, in der insgesammt durch Reduction die Zahl der das Gynäceum bildenden Ovarien nur 1 beträgt, die Reduction des bicyklischen Andröceums A 5 + 5 auf ein einziges fruchtbares Glied; bei *Edwardsia* sind alle 10 Staminen fruchtbar vorhanden und im Gegensatz zu den übrigen Tribus der Papilionaceen-Ordnung, zu denen sie gehört, mit einander nicht verwachsen; die Staminalverwachsung bei allen zur deutschen Flora gehörigen Papilionaceen zeigt also im Vergleich mit *Edwardsia* eine höhere Entwicklung im Andröceum. In der Ordnung der Caesalpiniaceen aber werden häufig einzelne Glieder des letzteren unterdrückt, und bei der dargestellten Gattung *Casparea*, einer Verwandten der grösseren Gattung *Bauhinia*, reducirt sich das fruchtbare Andröceum auf ein einzelnes, mit den beiden untersten Petalen alternirendes Glied, weit aus der Blüthe vorgestreckt, während die 9 übrigen unfruchtbaren Glieder in der üblichen Verwachsung als ein kleiner Schirm das einzige Ovarium von oben decken. Reductionen in Kelch und Corolle auf eine gegen den phylogenetischen Typus sehr kleine Zahl sind dagegen viel seltener; am ehesten findet man noch Bildungen, wie sie Fig. 7 (pag. 242) von den Compositen darstellte, wo nämlich die 5 Glieder des Corollencyklus durch Verwachsung und Schlitzung die Functionen eines einzigen grösseren und für den Blüthenplan nützlich gestellten Gliedes zusammen erhalten.

Es ist nothwendig, dass das nach den Regeln morphologischer Entwicklungshöhe zusammengestellte System viel einfacher und viel weniger lückenhaft erscheint, als das wirkliche phylogenetisch gewordene System ist. Denn in dem ersteren können sich Ordnungen wegen ihrer Aehnlichkeit des Baues als ganz nahe »verwandt« zusammengestellt finden, welche ihren ähnlichen Bau auf dem Wege ganz anderer Umformungen und von ganz verschiedenen Anfängen ausgehend erlangt haben. Für kein anderes Organ trifft dies vielleicht in höherem Maasse zu als für das Perianthium oder die Blüthenhülle, welche in der Gruppirung der Blüthenpflanzen als Merkmal ersten Ranges gilt. Die organographische Benennung der einzelnen Blüthen nach seiner Gegenwart, welche in der »Morphologie« in Bd. I. pag. 673 dieses »Handbuches« besprochen wurde, geht davon aus, dass gleiches Aussehen auch wohl gleichen Ursprung gehabt haben werde, oder vielmehr hat man bei dieser Benennungsweise früher gar nicht darüber nachgedacht, ob überall ein gleicher Ursprung vorauszusetzen wäre. Jetzt, bei dem Aufbau eines morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen Systemes, ist dies nothwendig; denn wenn wir im System Achlamydeen, Monochlamydeen, Dichlamydeen als morphologisch gleichgestellte Gruppen betrachten, so ist es nothwendig darauf einzugehen, wie sich der Besitz eines Perigons (bei den Monochlamydeen) oder der von Kelch und Corolle (bei den Dichlamydeen) zu den Blüthen ohne irgend ein Perianthium verhält.

Es liegen viele Thatsachen vor, welche zu der festen Annahme drängen, dass die Blätter der Corolle, die Petalen, zurückgebildete Staminen sind und also aus »Staminodien« ihren entwicklungsgeschichtlichen Ursprung genommen haben, die Kelchblätter, die Sepalen, dagegen aus emporgerückten »Hochblättern« entstanden sind. — Antholysen sind zur Deutung dieser Verhältnisse besonders lehrreich, weshalb zwei Beispiele dafür mitgetheilt werden mögen. Fig. 9 zeigt von einer monokotylen Pflanze, *Tradescantia* aus der Ordnung der Commelynaceen, eine nach dem Diagramm K 3 C 3 A 3 + 3 G (3) gebaute Blüthe; das eine Staubblatt aber, und zwar eins des inneren antipetalen Cyklus, ist in

ein Organ von blumenblattartiger Form verwandelt, hat nur noch die eine (linke) Hälfte der Anthere und an dieser linken Seite auch noch die für die Staminen von *Tradescantia* charakteristischen Gliederhaare, während die rechte Hälfte gar nichts mehr vom Staminalcharakter zeigt.[1]) — In dieser Weise hat man sich wohl überhaupt die Entstehung der Blumenblätter aus Staminodien zu denken,

(B. 507.) Fig. 9.

Blüthenstand von *Tradescantia pilosa*, in dessen offener Blüthe neben 5 Staminen mit fruchtbarer Anthere (a) das sechste (b) in ein petaloides Staminodium umgewandelt ist.

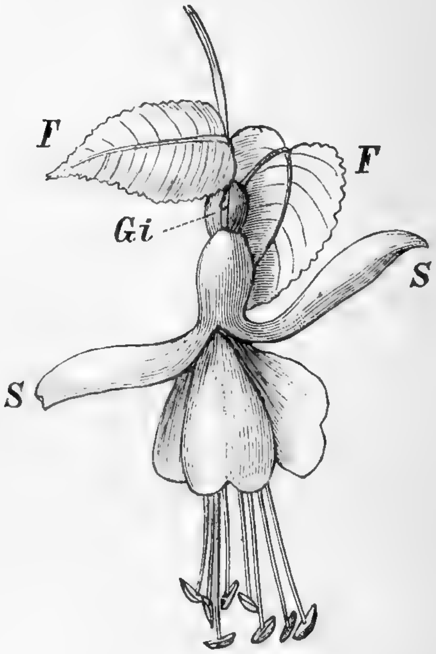


Fig. 10. (B. 508.)

Fuchsia-Blüthe. Von den in normalen Blüthen vorhandenen 4 Kelchblättern sind 2 (SS) vorhanden, die anderen beiden (FF) zu grossen grünen Laubblättern zurückgeschlagen, welche dem unfruchtbaren unterständigen Fruchtknoten (Gi) ansitzen.

und es ist nur noch daran zu erinnern, dass man in Blüthen wie von *Nymphaea* und *Nelumbium* die spiroidisch gestellten Petalen ganz allmählich in die fruchtbaren Staminen übergehen sieht: phylogenetisch hat man sich die Spirale umgekehrt zu construiren und hat also von den fruchtbaren Staminen die unfruchtbaren Staminodien, die petaloiden Staminodien und endlich die grossen Petalen in reiner Ausbildung abzuleiten. —

Den anderen Fall zeigt Fig. 10 in einer Antholyse von *Fuchsia*. Diese, in ihrer regelmässigen Form nach der Formel $K\,(4)\,C\,4\,A\,4 + 4\,G\,\overline{(4)}$ gebaute Blüthe mit hoch auf dem Rande des blumenkronartig gefärbten und röhrig verwachsenen Kelches stehenden Petalen zeigte die interessante Monstrosität, dass von den 4 in die Verwachsung des Kelchrohres eingehenden Sepalen zwei in der Gestalt normaler Laubblätter mit grüner Lamina in der Mitte des unterständigen (unfruchtbar gewordenen) Fruchtknotens entsprangen, während die beiden anderen Sepalen, in gewöhnlicher hochrother Farbe und zarter Textur ausgebildet, unter sich verwachsen das Kelchrohr allein bildeten und auf ihrem Rande den Cyklus der Petalen trugen. Der sonst als gleichmässiger Cyklus von 4 Gliedern auftretende Kelch war also in zwei gegenständig-gekreuzte Hälften K II + 2 aufgelöst, von denen das untere Gliederpaar II sich in nichts von den normalen

[1]) Aehnliche Missbildungen aus den Monokotylen s. z. B. bei Heinricher, Beiträge zur Pflanzenteratologie in den Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Classe Bd. 87, I. Abth. (1883) Taf. 1 Fig. 4 und 5.

gegenständig-gekreuzten Laubblättern unterschied, als durch seine Stellung an dem unterständigen Fruchtknoten, während sich das obere Gliederpaar 2 wiederum so verhielt, wie sonst der ganze Kelch. Hier liegt es also sehr nahe, die Auflösung des Kelches als einen Rückschlag auf alte phylogenetische Zustände zurück zu betrachten, und die Annahme, dass der viergliederige Kelch aus zwei opponirt-decussirten Bracteal-Cyklen durch Verwachsung erst unter sich zu 2 Paaren, und dann der Paare gegenseitig bis zur Verschmelzung in einen viergliedrigen Kreis entstanden gedacht werden müsse, erscheint zwingend, wenn man dieser Antholyse Bedeutung beilegen will. Und sicher verdienen Antholysen hohe Beachtung, nur sind nicht alle eindeutig, und die Auswahl der Antholysen zu Beispielen hängt zu leicht von der Absicht ab, welche der Auswahl zu Grunde liegt; aber eine grosse Menge von Antholysen ist thatsächlich der Anschauung günstig, dass petaloide Staminodien die Corolle und hochgerückte Bracteen mit weiterer Umgestaltung und häufiger Verwachsung den Kelch ursprünglich gebildet haben.

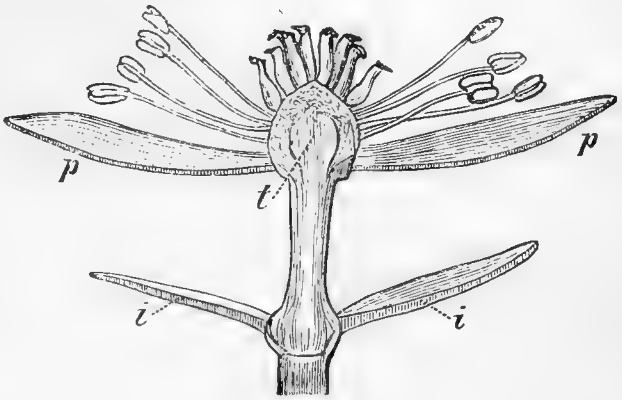


Fig 11. (B. 509.)
Längsschnitt durch die Blüthe von *Hepatica triloba.* ii Schnitte durch zwei der drei Involucralblätter unter der Blüthe, über deren Knoten der Blüthenstiel sich zu einem gestreckten Gliede erhebt, bevor er den Torus t ausbildet, welcher die Corolle p, die Staminen und Ovarien trägt.

Sollte sich dies in der Mehrzahl der natürlichen Ordnungen bei weiterer Prüfung bewahrheiten, so würde es sich empfehlen, nun auch mit möglichster Strenge den Ausdruck Corolle für petaloide Staminodien in weiterer Entwicklung und Umbildung, Kelch für Bractealbildungen zu gebrauchen, auch dann, wenn eine Blüthe nur eins von beiden besitzt. Ist z. B. das »Perigon« von *Daphne, Protea, Aristolochia* eine Corolle oder ein Kelch in diesem Sinne? — Ich betrachte für den jetzigen Zustand der Wissenschaft den Ausdruck »Perigon« als nützlich zur Bezeichnung der noch nicht genau in Hinsicht auf ihre Herkunft bekannten monochlamydeischen Blüthenhüllen, glaube aber wenigstens jetzt schon das »*Perianthium aequale*« oder Perigon der Mehrzahl der Monokotylen, wie Liliaceen, Amaryllideen, Dioscoreaceen, als» Corolle« im eben gebrauchten Sinne ansehen zu dürfen.

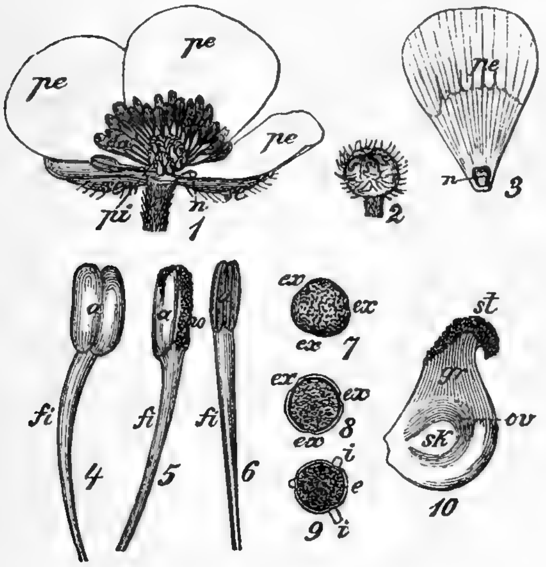
Die Ranunculaceen geben gute Beispiele für die Untersuchung über das Perianthium. Da sind z. B. die Anemonen Pflanzen, von denen KOCH's *Synopsis Florae germanicae* sagt: »*Calyx petaloideus, Corolla nulla*«; die neueren deutschen Floren folgen diesem Ausdrucke mehr oder weniger wörtlich; es war ja auch nach meinen eigenen Auseinandersetzungen in der Morphologie[1]) gebräuchlich, dann, wenn das Perianthium nur in einem Cyklus vorhanden ist, dasselbe als der Kelchabtheilung zugehörig zu betrachten und die Corolle als nicht entwickelt anzusehen. *Hepatica,* (s. Fig. 11), besitzt nun meistens ein »Perianthium« nach der Formel P 3 + 3, dem dann A ∞ und G ∞ folgen. Die deutliche Anordnung des Perianthiums in zwei dreigliedrigen Cyklen ist hier glücklicher Weise nicht Veranlassung geworden, den äusseren Cyklus als »Kelch«, den inneren als »Corolle« anzusehen, obgleich es mit demselben Rechte hätte geschehen können, wie viele Autoren es bei *Lilium* und *Tulipa* gehandhabt haben, wo wir ebenfalls P 3 + 3

[1]) Bd. I dieses »Handbuches«, pag. 673.

finden; bei *Anemone* und *Hepatica* hat man wahrscheinlich desshalb, weil sich die 2 dreigliedrigen Cyklen des Perianthiums häufig in 1 fünfgliedrigen Cyklus umsetzen, das Perianthium immer als dasselbe gleichartiger Bildung angesehen. Ziemlich tief unterhalb des Perianthiums von *Hepatica* und vom Torus durch ein ziemlich langes Internodium getrennt finden sich in Alternanz mit dem äusseren Perianthium-Cyklus drei grüne Blättchen, ebenfalls einen dreigliedrigen Cyklus bildend und ganz vom Aussehen eines Kelches, sie werden nicht als solcher betrachtet, weil sie unterhalb des Torus und nicht an diesem, entspringen. Bei *Anemone* erscheinen diese drei kelchartigen Blättchen noch viel tiefer am Blüthenstengel, weit von der Blüthe getrennt, als grosse und vielfach zertheilte Laubblätter von unzweideutig demselben morphologischen Range.

In einer reichen Fülle von Blüthen beobachtete ich am häufigsten 6 Perianthiumblätter bei *Hepatica triloba*, selten 5, öfters 7, zuweilen sogar bis 11 oder 12. — Die äusserste Reihe bildete immer einen dreizähligen Cyklus und meistens folgten 3 mit diesem in Alternanz; war aber in dem zweiten Cyklus die Divergenz kleiner oder grösser, so schaltete sich entweder das 4. Glied ein oder es fehlte das 3: daher die gewöhnlichen Abweichungen von der Sechszahl. Eine achtblättrige Blüthe zeigte P 4 + 4; ebenso fanden sich neunblättrige Blüthen nach P 3 + 3 + 3 gebaut, wo aber die beiden inneren Cyklen zusammen die Lücken des ersten Cyklus ausfüllten.

Zum Vergleich diene die nebenstehende (aus Band I, pag. 3 dieses »Hand-



(B. 510.) Fig. 12.

Blüthenanalyse von *Ranunculus acer:* 1 Längsschnitt durch die Blüthe, se Sepalum, pe Petalum mit Nectardrüse n (siehe zugleich 3); Staminen und Ovarien im Innern; 2 Knospe; 4—9 Staminen und Pollen; 10 einzelnes Ovarium.

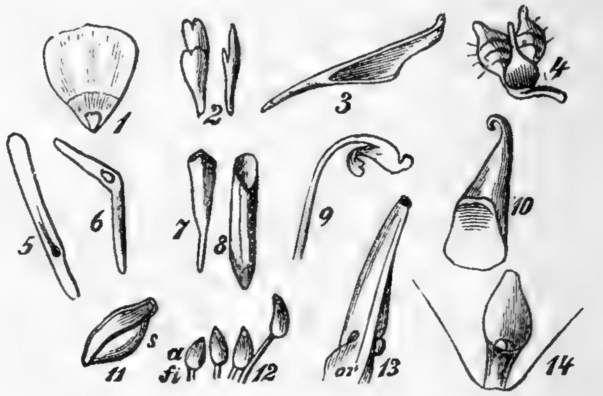


Fig. 13. (B. 511.)

Verschiedene Nectarien von Ranunculaceen: 1 *Ranunculus*, 2 *Eranthis*, 3 *Delphinium*, 4 *Nigella*, 5 *Trollius*, 6 *Myosurus*, 7—8 *Helleborus*, 9 *Aconitum*, 10 *Aquilegia*, 11 *Paeonia*, 12 (Staminodien) *Pulsatilla*, 13. *Caltha*, 14. Basis des Petalums mit Nectar bei *Ranunculus pyrenaeus*, stärker vergrössert.

buches« entlehnte), Figur 12, welche eine dichlamydeische Ranunculaceen-Blüthe von *Ranunculus* selbst nach der Formel $K5\,C5\,A\infty\,G\infty$ zeigt. Sind nun die Perianthiumblätter von *Hepatica* phylogenetisch dem Kelch oder der Corolle von *Ranunculus* homolog? Um die Frage in der dem Beispiel angemessenen Kürze zu beantworten, sei an *Ficaria* erinnert, wo der Kelch mit K3 einsetzt. Dieser Blüthe finde ich *Hepatica*, und von dieser weiter zurückschliessend auch Anemone, entsprechend, und betrachte die drei »Hüllblätter« (i i in Figur 11), wenngleich sie auch durch ein längeres Internodium von dem Torus getrennt sind, als homolog dem *Ficaria*-Kelche; da es nicht gut wäre, wenn schon die unterhalb des

Torus einer Einzelblüthe stehenden bracteenartigen Blatt-Cyklen den Namen »Kelch« erhielten, so mögen sie bei *Hepatica,* und bei *Anemone* mit vollstem Recht, weiter als »Involucralblätter« gelten und in den Blüthenformeln mit I bezeichnet werden; alsdann erkläre ich die *Hepatica*-Blüthe nach $\mathrm{I}\,3\,\mathrm{C}\,3 + 3\,\mathrm{A}\,\infty\,\mathrm{G}\,\infty$ gebaut, finde in dem Auftreten dieser Involucralblätter von *Anemone* zu *Hepatica* und von da zu *Ficaria* aufsteigend ein phylogenetisches Entwicklungsbeispiel für die Entstehung des Kelches aus der Hochblattregion, und muss wegen dieser geringen Entwicklungsstufe, auf dem der Kelch sich befindet, ebenso wie aus anderen Gründen die besprochenen Blüthen als tief im phylogenetischen System der Blüthenpflanzen stehend betrachten.

Wahrscheinlich auf der höchsten Entwicklungsstufe der Ranunculaceen-Blüthe steht *Ranunculus* und seine nächsten Verwandten; wir finden hier die Corolle zugleich mit Nectarien am Grunde versehen (Fig. 12, No. 3 und Fig. 13, No. 1 u. 14), die Funktion des Insektensignals und des Nectarbereitens also in demselben 5 gliedrigen Cyklus vereinigt. Nicht so bei vielen anderen Gattungen derselben Ordnung, von denen die nebenstehende (aus Band I, pag. 102 dieses »Handbuches« entlehnte) Figur 13 eine Reihe der Nectarien veranschaulicht; oft sind dieselben — wie bei *Nigella*, *Helleborus* — krugförmig in grosser Zahl beisammen und werden aussen von einem meist fünfgliedrigen Perianthium-Cyklus umschlossen; seltener (bei *Aconitum,* Fig. 13, No. 9) sind nur wenige (2) von staminodialem Charakter vorhanden und haben eine durch den Zygomorphismus der Blüthe bestimmte Stellung; oder, wie bei *Aquilegia,* theilen sich zwei Cyklen der Corolle so, dass der innere petaloide Nectarien darstellt, der äussere reine Petalen ohne Nectarien. Ich halte nun alle Nectarien der Ranunculaceen für staminodiale Umbildungen aus ursprünglich fruchtbaren Staminen, welche allmählich petaloid werden, und endlich ganz in die Form der normalen Corolle übergehen; dass sich bei den Ranunculaceen häufig mehrere Sorten dieser Umbildungen neben einander finden, darf bei den polymeren Cyklen in dieser Ordnung nicht Wunder nehmen, aber sie für etwas der Anlage nach verschiedenes zu definiren, wie es überall in den Gattungsdiagnosen geschieht, halte ich für der Natur zuwider laufend, und nenne Nectarien und Perianthium in diesem Falle »Corolle.«

Ich verweise auf das weiter unten in Fig. 14 mitgetheilte Bild und Diagramm von *Eranthis hiemalis* als einer solchen Ranunculacee, wo wir neben einem aus 3 blattartigen Sepalen gebildeten und an *Hepatica* erinnernden Kelch eine Corolle $\mathrm{C}\,3 + 3$ und polymere Nectarien finden. Ich will, weil die Corolle bei den Ranunculaceen in den zwei Formen der richtig entwickelten Petalen und der staminodialen Nectarien vorkommt, diese entweder scharf von einander getrennten oder häufiger ganz allmählich in einander übergehenden Kreise als Cp für die eigenlichen Petalen und Cn für die Nectarien unterscheiden, dann sind danach die Blüthenformeln für einige bekannte Gattungen: *Atragene* $\mathrm{Ko\,Cp}\,4 + \mathrm{Cn}\,\infty\,\mathrm{A}\,\infty\,\mathrm{G}\,\infty$; *Trollius* $\mathrm{Ko\,Cp}\,\infty + \mathrm{Cn}\,\infty\,\mathrm{A}\,\infty\,\mathrm{G}\,\infty$; Nigella $\mathrm{Ko\,Cp}\,5 + \mathrm{Cn}\,\infty\,\mathrm{A}\,\infty\,\mathrm{G}\,(5)$; *Delphinium* und *Aconitum*) $(\downarrow)\,\mathrm{Ko\,Cp}\,1{:}4 + \mathrm{Cn}\,2{:}$ (3 abortirende), $\mathrm{A}\,\infty\,\mathrm{G}\,1$ bis 5; *Aquilegia* $\mathrm{Ko\,Cp}\,5 + \mathrm{Cn}\,5\,\mathrm{A}\,\infty\,\mathrm{G}\,5$; *Adonis* und *Ranunculus* $\mathrm{K}\,5\,\mathrm{Cp} + \mathrm{n}\,5\,\mathrm{A}\,\infty\,\mathrm{G}\,\infty$. Von den zuerst genannten bis zu den letzten Gattungen haben wir ungefähr eine morphologisch höher sich entwickelnde Reihe, indem die polycyklischen Phyllomorgane oligocyklisch werden und sich endlich auf eine durch Abortus ganz bestimmt beschränkte Zahl reduciren, endlich auch der Kelch zu der Corolle hinzutritt. Bei der hier getroffenen Erklärung fällt dann auch die Unnatürlichkeit fort, in Blüthen wie *Trollius* die in gleicher Spirale fortlaufenden gelben Blätter ausserhalb der Staminalcyklen dann, wenn sie breit sind, Kelch, und wenn sie schmal sind, Corolle zu nennen; will man einen Namensunterschied machen, so bezeichne man die äusseren als Petalen, die inneren als nectartragende Staminodien. — Weitere Einzelheiten gehören nicht hierher; dieses Beispiel zeigt aber, wie viel in den bekanntesten Ordnungen des Systems noch zu untersuchen und von neuem zu prüfen ist, und wie wenig man

die von alter Zeit her überlieferten Gattungsdiagnosen ihrem innersten Wesen nach als vollendet und abgeschlossen betrachten darf. Hier liegt das Arbeitsfeld einer »natürlich« arbeitenden morphologischen Systematik, welche nie ohne Noth ihre Begriffsbestimmungen nach einem Schema ohne natürlichen Untergrund bilden darf.

Wenn also mit Recht dem Besitz und der endlichen Ausbildung von Kelch und Corolle hohe Bedeutung beigelegt werden muss, so ist dies dennoch nicht so ausschliesslich zu verstehen, als wenn alle Blüthen ohne eigenes Perianthium auf niederer Stufe ständen; wir finden in manchen Ordnungen noch wiederum eine neue Möglichkeit erfüllt, dass nämlich nach Unterdrückung des Perianthiums der einzelnen Blüthen die Hochblätter der ganzen Inflorescenz, oder rudimentäre an Stelle des Perianthiums getretene Drüsen und Discusbildungen die physiologischen Functionen des Blüthenschutzes und der Sicherung von Kreuzbefruchtung übernehmen. Kein schöneres Beispiel lässt sich von bekannten Pflanzen dafür geben als die Blüthenköpfe von *Euphorbia* (siehe spätere Figur), welche mit allen Eigenschaften kopfartig gehäufter, aber in sich aus Wickeln zusammengesetzter Inflorescenzen den Eindruck einer einzelnen Blüthe machen, weil die männl. Blüthe aus einem einzelnen gestielten Stamen, die weibl. Blüthe aus einem von kleiner gestielter Scheibe getragenen dreifächerigen Germen besteht. Wir haben unten Gelegenheit, diese — durch Reduction hoch entwickelte — Blüthe im Zusammenhange mit ihren Verwandten noch näher kennen zu lernen.

Die Vervollkommnung, d. h. die weitere Entfernung von dem ursprünglichen Charakter der Blüthenanlagen, für die Sexualorgane liegt in ihrer Stellung und in ihrem Bau, wobei ebenfalls stets die spiroidische Anordnung als einfachere, die cyklische als vervollkommnete anzusehen ist; von polymeren Gliedern zu oligomeren steigen die spiroidisch gestellten Sexualorgane auf, von polycyklischen zu monocyklischen und oligomeren die cyklisch gestellten Organe gleichen Geschlechtes. Während dies bei dem Andröceum an sich leicht verständlich und durchführbar ist, auch der Bau der Antheren nicht so verschiedenartige Vergleichsmomente bietet, verdient der Bau des Gynäceums auch noch abgesehen von der früher (Morphologie, Band I. pag. 729—738) betrachteten Verwachsung einer verschiedenen Zahl von Ovarien unter einander hinsichtlich der Placentation und der an den Placenten sitzenden Samenanlagen Würdigung. Während bei den apocarpen Ovarien die Stellung der Placenten sich von selbst als parietal versteht, treten höhere Combinationen im syncarpen Germen auf. Im einfachsten Falle sind auch hier die Placenten alle einfach parietal, Dissepimente nicht vorhanden; die gegen die Mitte, wie bei *Papaver* vorspringenden parietalen Placenten bezeichnen nun den ersten Schritt weiterer Umwandlung, die Placenten wie bei *Hypericum*, wo sich in der Mitte grosse nicht verwachsene Wülste mit den Samenknospen finden, den zweiten. Verwachsen nun die in der Mitte zusammenstossenden Placenten zu einer Mittelsäule, an der die vorgesprungenen Lamellen die Dissepimente bilden, so dass der mehrfächerige Fruchtknoten entsteht, so ist ein neuer Schritt gethan. Nun können endlich die vorgesprungenen Lamellen unterdrückt werden, und es entsteht wie bei Sileneen und Primulaceen die freie Centralplacente. Oder aber der Fruchtknoten wird durch Aufnahme in den Torus unterständig, die Dissepimente verschwinden sammt den zu ihnen gehörigen Samenknospen, deren Zahl endlich bis auf eine reducirt wird: so entsteht die ganz anders aussehende hohe Entwicklung von den Araliaceen zu den Umbelliferen und Compositen. Für den Bau der Samenknospen giebt

Nägeli als leicht greifbare Entwicklungsstufen an: a.) Mangel von Integumenten (*Gemmulae* oder *Ovula nuda*, siehe Morphologie Bd. I. dieses Handbuches, pag. 680), b) Besitz von einem Integument; c) Besitz von zwei Integumenten; und zugleich als zweites Kriterium: a) Atropie (= Orthotropie), b) Campylotropie und c) Anatropie der Samenknospe (siehe Morphologie, pag. 741—743); Uebergänge zwischen diesen herausgegriffenen Stufen finden sich zahlreich.

Für die Entwicklungshöhe der Samen sind sowohl die Zustände, in welchen der Embryo als fertig von der Mutterpflanze entlassen wird, maassgebend, (*Embryo indivisus, microblastus, phylloblastus*: siehe Morphologie, pag. 747), als auch die Stellung der für die Charakterisirung der Blüthenpflanzen so wichtigen Cotyledonen. Nach letzteren bildet Nägeli[1]) drei Stufen:

a) mehrere quirlständige Cotyledonen (Coniferen)

b) zwei gegenständige Cotyledonen mit schmaler Basis Dikotylen)

c) ein einziger Cotyledon mit scheidenförmiger Basis (Monokotylen.)

Ich setze die Begründung, der ich nichts hinzuzufügen habe, hinzu: »Es ist dies keineswegs ein Widerspruch mit der früheren Annahme, dass quirlständige Blätter phylogenetisch höher stehen als schraubenständige. Fünf einzelne Blätter erfahren einen Fortschritt, wenn sie zum Quirl sich vereinigen, und abermals einen Fortschritt, wenn sie durch Reduction auf zwei und auf eines sich vermindern. Ueberdem ist eine breite Anheftung seitlicher Organe als die vollkommenere zu betrachten, weil sie eine innigere Vereinigung anzeigt.« —

In den hier (pag. 235—250) betrachteten Vergleichsmomenten liegt der Angelpunkt zur Aufstellung eines morphologisch nach dem Princip sich stetig steigernder Fortentwicklung angeordneten natürlichen Systems, in dem die den einzelnen Rangstufen zugetheilten Ordnungen nicht etwa alle mit einander stammesverwandt zu sein brauchen; sie können im Gegentheil sowohl aus denselben, als aus verschiedenen Ursprüngen ihren Anlauf genommen haben, sind aber im Augenblick auf etwa gleicher Stufe morphologischer Entwicklung angelangt. Und weil es unmöglich ist, die phylogenetischen Reihen des Pflanzensystems rein zu entwirren, so mag es als Princip der natürlichen Systematik gelten, hinsichtlich der Anordnung für die einzelnen Sippen hohen Ranges die wahre Verwandtschaft durch das Angelangtsein auf gleicher morphologischer Entwicklungsstufe zu ersetzen und in diesem letzteren Sinne vergleichend zu arbeiten. Zu prüfen sind alle Stücke, und alle Beziehungen der Organe zu einander; aber nur diejenigen sind für die Sippen hohen Ranges (Ordnungen und Klassen) von Werth, welche unter allen Eindrücken, welche die Sippe zu erleiden hat, am zähesten festgehalten werden, und die Erfahrung hat im Anschluss an modernes Naturverständniss gelehrt, dass die Blüthenorganisation im Reich der Blüthenpflanzen auf die erste Beachtung Anspruch zu machen hat, sobald sie von den physiologisch leichter abänderlichen Momenten befreit ist; diese abändernden Dinge beziehen sich auf die Regelung sexueller Reproduction unter verschiedenen äusserlichen und leicht wechselnden Verhältnissen (Vorhandensein von Insecten zur Befruchtung u. dergl.). —

Der Arbeitsweg, den die Systematik einzuschlagen hat, ist, wie aus allen eben gegebenen Beispielen am deutlichsten hervorging, stets der der Vergleichung aller verwandten Pflanzen zu dem Zweck, die Homologien in den veränderten Organen herauszuerkennen. Die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Organe an

[1]) Abstammungslehre pag. 511.

der einzelnen Pflanze steht erst in zweiter Linie; oft vermag sie klärend zu wirken, in jedem Falle ist es werthvoll, die Natur der Organe einer einzelnen Pflanze so weit verfolgt und erkannt zu haben, als es auf diesem Wege möglich ist; aber erst die Vergleichung der Entwicklungsgeschichte an den Organen verschiedener verwandter Pflanzen erlaubt sichere Resultate für die Systematik zu ziehen, wie dieselbe überhaupt alle Ursache hat, die weit differenzirten und voll entwickelten Zustände aller Pflanzen für wichtiger zum Vergleich zu halten als die Jugendzustände. Um aber allerdings ein volles Naturverständniss herbeizuführen, ist die Entwicklungsgeschichte der Einzelwesen nicht zu entbehren; für dieses und speciell für die Morphologie ist es eben so wichtig zu wissen, dass die Embryonen der Angiospermen in ihrem jüngsten Stadium (als unbefruchtete Eizellen) einander gleich sind, als dass sie von dem Momente der Befruchtung an einen ganz nach Ordnungen verschiedenen Entwicklungslauf nehmen, der zu sehr stark verschieden gebauten Samen mit hoher Bedeutung für das natürliche System hinführt.

Wenn es also auf diesem Wege möglich ist, der morphologischen Betrachtung der Phanerogamen eine neue, naturgemäss speculative Richtung abzugewinnen und dadurch in die so zahlreichen, in der »Morphologie der Phanerogamen« im ersten Bande dieses Handbuches mitgetheilten abgeleiteten Gestaltungsregeln ein phylogenetisch begründetes neues Princip hineinzulegen, so kann das nur auf dem Wege des reciproken Verhältnisses, welches zwischen Morphologie und Systematik besteht, einen Einfluss auf letztere ausüben. Es ist ja merkwürdig, wie diese beiden verschiedenen Auszweigungen derselben vergleichenden Richtung sich gegenseitig in ihren Resultaten unterstützen, so dass nur ein beiderseitig gleichzeitiger Fortschritt denkbar ist. Er zeigt sich in der alten Geschichte der Botanik und heute ebenso. Die Thatsache, dass die Blüthe sich jedem Naturbeobachter als etwas von gewöhnlichen mit Blättern besetzten Stengeln abweichend gestaltetes aufdrängt, liess Blüthenpflanzen und blüthenlose Pflanzen als grosse Haupt-Systemgruppen unterscheiden. Bei genauerer Betrachtung der Blüthen in der ersten Systemabtheilung ergab sich dann bald eine bessere Definition der Blüthe, als sie aus der ersten und rohen Naturbetrachtung abgeleitet war, indem man ihr Wesen als in den Sexualorganen liegend erkannte und den Besitz eines einzelnen oder weniger neben einander gestellter Staminen oder eines einzelnen Ovariums mit Stigma, ja auch schliesslich ohne letzteres aber wenigstens mit Samenknospen als für den Charakter einer »Blüthenpflanze« völlig ausreichend fand. Durch diese verschärfte Auffassung des morphologischen Blüthencharakters kamen etliche Pflanzen mit sehr versteckten und kleinen Staminen und Ovarien in die ihnen gebührende Stellung; gewisse Sporenpflanzen, von denen Characeen und Lycopodiaceen in einigen Systemen noch nach 1830 unter den Blüthenpflanzen sich umhertrieben, wurden aus dieser für sie ungehörigen Stellung entfernt.

Erst nachdem Blüthen- und Sporenpflanzen richtig von einander geschieden waren, konnte ein erneuter Fortschritt hinsichtlich der morphologischen Betrachtung ihrer Sexualorgane erfolgen, weil das Arbeitsmaterial richtig disponirt war. Man beobachtete die Regeln in den Stellungsverhältnissen und Verwachsungen, den inneren Bau der Staminen und Ovarien genauer, vervollkommnete ebenso die Kenntnisse der Verzweigung und Blattstellung, kurz man entwickelte jenes morphologische System, welches die Abhandlung über die Morphologie der Phanerogamen erläutert. Mit jedem Punkte, den man als betrachtungswürdig

auffand, erweiterten sich die Handhaben zur Erkenntniss der natürlichen Verwandtschaft; denn man muss ja diejenigen Pflanzen als die am meisten »verwandten« betrachten, welche in allen denjenigen Merkmalen, welche die vergleichende Morphologie durch ihr mühsames Studium als am unveränderlichsten vererbbar erkannt hat, am meisten übereinstimmen. So giebt es endlich Controversen in der systematischen Stellung gewisser Pflanzen[1]), welche nur dadurch erklärlich sind, dass die Anschauungen über ihren morphologischen Aufbau von einander abweichen; sobald letzterer zwingend klar gelegt wäre, würde auch die Frage nach der systematischen Stellung erörtert sein; oder umgekehrt wüsste man genau, aus welchem Verwandtschaftskreise die zweifelhafte Pflanze abstammt, so würde die morphologische Zweideutigkeit dadurch eindeutig werden.

Es ist bereits oben pag. 203 hervorgehoben, dass das System der gegenwärtig lebenden Pflanzen schon desswegen nicht entfernt zu einem klaren Bilde der verwandtschaftlichen Verkettung führen kann, weil es von tiefgehenden Spalten und weiten Lücken durchzogen sein muss, wo nur gelegentlich einmal ein günstiger Zufall durch geeignete Erhaltung altgeologischer Stämme im guten fossilen Zustande aushelfend wirken kann. Da ausserdem die Abstammungstheorie zeigt, dass Uebergangsformen rasch verwischt werden und der neue Typus in seiner eigenen Weise sich entfalten muss, so fehlen uns auch für die geologisch jüngeren Sippen höheren Grades (Ordnungen, Tribus), welche vielleicht neben ihren Stammformen noch jetzt in der Vegetation der Erde als Concurrenten auftreten, die Verbindungsglieder in grösserer Zahl, oder sie lassen sich wenigstens nur selten sicher als solche nachweisen. Leichter gelingt dies mit Verbindungsgliedern zwischen jüngeren Sippen niederen Grades (Gattungen oder Gattungssectionen), sofern die sie umfassende Ordnung sich in einem weiten Florenreich vielgestaltig hat entwickeln können. Es ist also nach allem nur in diesen Sippen niederen Grades die Aufgabe der Ermittelung der »natürlichen Verwandtschaft,« beurtheilt aus den von der Morphologie gelehrten Gestaltungscharakteren, auch zugleich eine phylogenetische; und dies hängt damit zusammen, dass wir oben (pag. 214) den Ursprung der Arten und wirklich »natürlichen« Gattungen als monophyletisch abgeleitet haben.

Für die Sippen höheren Ranges, für welche nicht nur der Ursprung aus verwandten sehr ähnlichen Anfängen in ganz getrennten Florenreichen, sondern sogar ein Ursprung aus nur entfernter verwandten Stammformen als wahrscheinlich angenommen werden kann, oder endlich gar für die Sippen höchsten Ranges, welche vielleicht als Dikotylen und Monokotylen unabhängig von einander aus den höheren Pteridophyten oder einer ähnlichen älteren Klasse entstanden sind, für diese alle gelten daher die auch vor der Ausbildung der Abstammungslehre durch Darwin und seine Zeitgenossen gültig gewesenen systematischen Principien im Allgemeinen weiter, nur dass sie in ihrer Bedeutung jetzt richtiger erkannt und benutzt, vor Fehlgriffen leichter und sicherer bewahrt werden. Die Weiterentwicklung der jetzigen Systematik geschieht also im vollen Anschluss an die jetzt etwa ein Jahrhundert alten ersten gelungenen Versuche, das Pflanzenreich im Bilde eines natürlichen Systems darzustellen. Dieses »natürliche System« ist also zum Theil (in seinen niederen Sippen) wahrhaft natürlich, d. h. es stellt das aus gleichem Ursprung hervorgegangene unter gleiche Sippenbegriffe, wenn es auch schwer hält, die Grade der Stammesverwandt-

---

[1]) Vergl. Das Beispiel von *Olinia capensis* in Band I, pag. 715 und 716 dieses »Handbuchs«.

schaft in einer ihrer natürlichen Mannigfaltigkeit entsprechenden Form auszudrücken; in den Sippen höheren Ranges entspricht es seinem Namen nicht, entwickelt aber eine morphologische Stufenleiter, welche gestattet, Gruppen von gleichem oder nahe stehendem Entwicklungsgrade in Sippen zusammenzufassen, von welchen man annehmen kann, dass sie, wenn auch aus verschiedenem Ursprung herstammend, einen ähnlichen Entwicklungsgang durchlaufen haben.

Für die theoretische Betrachtung des jetzt erforschten »natürlichen Systems« ist nun durch die Abstammungslehre vollständig beseitigt jenes schwierige Kapitel der früheren allgemeinen Abhandlungen über »natürliche Verwandtschaft,« in dem erklärt werden sollte, wie man sich die mehr oder weniger morphologisch ähnlichen Gruppen als verbunden durch eine gewisse Verwandtschaft zu denken habe. Das Dogma der Constanz der Arten verhinderte ja völlig irgend eine gesunde Erklärung dafür und liess sehr verschiedene Einzelmeinungen über das System zu. SCHLEIDEN sprach sich so darüber aus, dass die Natur überhaupt gar kein System unserer wissenschaftlichen Betrachtung überliefert hätte, sondern nur Einzelwesen; erst wir Menschen trügen die Anordnung zu grösseren oder kleineren Gruppen in diese Masse von Einzelwesen hinein. LINDLEY betrachtete die Arten als gegeben, aber alle Gattungen und höheren Systemgruppen als rein künstlich; wenn man eine Gattung künstlich, die andere natürlich nannte, so sollte dies, meinte er, nur Ausdruck dafür sein, dass von allen den künstlichen Gruppen die eine etwas weniger künstlich wäre als die andere; alle diese und die höher hinauf gehenden Zusammenfassungen sollten nur mit Rücksicht auf die Arten unsere Anordnungen erleichtern. FRIES betrachtete die Arten und Gattungen von der Natur so geordnet, nicht von uns als künstliche Sammelbegriffe gemacht; dagegen hielt auch er die Ordnungen für künstlich und als nur erfunden, um gewisse Principien auseinanderzusetzen und den Gattungen zur Erläuterung zu dienen.

Wir begreifen diese Ansichten jetzt sehr wohl und finden sogar den Auffassungen viel Richtiges zu Grunde liegend; dass den Arten und Gattungen ein so viel natürlicherer Werth beigelegt wurde, fällt zusammen mit der relativen Leichtigkeit, für die in diesem Range stehenden Sippen die monophyletische Abstammung abzuleiten, also sie als etwas wirklich der Natur abgelauscht im Blutsverwandtschafts-Verhältniss stehendes erklären zu können. Auch SCHLEIDEN hat in gewisser Weise Recht, wenn er nämlich unter »System« die Zerfällung des Pflanzenreichs in scharf umgrenzte Ordnungen, Gattungen, Arten meint. Versteht man aber darunter die Versuche, die Pflanzen überhaupt nur in verwandtschaftliche Gruppen zusammenzubringen unter Sippen aller Abstufungen, die ein idealer Stammbaum zeigt, so sind diese Versuche naturwissenschaftliche Arbeiten ersten Ranges, deren Stoff tief im innersten Wesen der organisirten Welt begründet liegt; nur die Form der Darstellung darf man beklagen und sie von uns in die Masse der Einzelwesen hineingetragen nennen, die Sache nicht. Es ist deshalb auch gar nicht die Rede davon, dass das natürliche System um seiner selbst willen praktischen Zwecken dienen, auf Leichtigkeit der Bestimmung einzelner Pflanzen in erster Linie Rücksicht nehmen und einem grossen Lexikon, zum Nachschlagen bestimmt, vergleichbar sein sollte; es handelt sich hier ganz allein um die Lösung einer der höchsten wissenschaftlichen Aufgaben, die der vergleichende Botaniker erst zu bearbeiten vermag, nachdem er aus dem Heere der Formen die Morphologie abgeleitet hat.

Praktische Zwecke haben selbstverständlich auch ihre Berechtigung, und um

später zu den grösseren Aufgaben der reinen Wissenschaft vordringen zu können, muss Jeder durch praktische Schulung mit einem genügenden Formenkreise von Pflanzen bekannt geworden sein. Es lässt sich diese praktische Schulung nicht besser geben, als wenn die Masse der Pflanzen nach Heimat in grosse Haufen getheilt und dann nach irgend einem morphologischen Princip in kleinere Gruppen gebracht wird. Man kann die Pflanzen eines Florenreichs, eines politischen Reiches, einer Stadt, eines botanischen Gartens auswählen und sie so, wie es etwa LINNÉ's Sexualsystem thut, oder in irgend einer anderen präcisen Weise in grosse und kleine Gruppen zersplittern, die dazu führen, Pflanzensippen irgend welchen Grades (zumeist Gattungen und Arten) kennen zu lehren. Glücklicher Weise sind die Principien, welche die natürliche Systematik zu ihren Zielen verwendet, so schwer wiegend, und sie haben auf der anderen Seite noch so viel gemeinsames mit der auf anderem (»künstlichen«) Wege erzielten praktischen Pflanzenbestimmung, dass immer mehr das natürliche System auch zur Erfüllung der praktischen Lehrzwecke benutzt wird. Denn das darf man sich nicht verhehlen, dass von der »natürlichen Systematik« viel mehr die Principien im allgemeinen festgestellt und wissenschaftlich erörtert sind, als man sie in der Unzahl einzelner Fälle anwendet oder anwenden kann; die Uebergangsformen von einer Sippe zur anderen, die die natürlichen Brücken der Verwandtschaft (sowohl der gedachten als der wirklichen) bilden, sind noch immer der Systematik höchst unbequem in allen Fällen, wo sie ihre Erfahrungen in die knappen Formen der »unterscheidenden Merkmale« einkleiden will. Die formelle Darstellung der Wissenschaft kann letztere nicht entbehren, und bei der Untersuchung über die Zugehörigkeit einer Pflanze in diese oder jene Sippe werden viel häufiger die formellen Unterschiede dieser Sippen zu Rathe gezogen, als dass eine Neuuntersuchung von Grund aus darauf begründet würde. Dieser Schematismus, welcher der wissenschaftlichen Systematik jetzt fern sein sollte, erklärt sich aus der Schwierigkeit, gut geebnete Pfade zu verlassen und durch neu aufzusuchende zu ersetzen, zumal dann, wenn auch die neu gefundenen vielleicht keine allgemeine Wegsamkeit versprechen. Die Vielseitigkeit der Natur lässt sich eben nur begreifen und an jedem Beispiel von neuem bestätigt finden; aber sie verweigert eine wissenschaftlich genügende Darstellung.

§ 2. Der Werth der Sippenbegriffe subordinirten Ranges.

Die Resultate der Wissenschaft werden gewöhnlich nicht in der Weise mitgetheilt, wie sie gewonnen sind; was aus einer langen Reihe mühsamer Einzeluntersuchungen allmählich und zum Schluss als Gesammtüberblick abgeleitet werden kann, pflegt so mitgetheilt zu werden, als sei das Endresultat das sogleich Gewonnene und als seien die Einzeluntersuchungen nur nachträglich zum weiteren Ausbau desselben unternommen. So geschieht es auch mit der Mittheilung des natürlichen Systems in den Lehrbüchern: es werden die obersten Eintheilungen — Thallophyten, Bryophyten, Pteridophyten für die Sporenpflanzen, Gymnospermen und Angiospermen mit ihrer Zerfällung in Dikotylen und Monokotylen für die Blüthenpflanzen — voran gestellt, diese weiter zertheilt, die Theile wiederum, und so fort bis zu den Namen der Arten und ihrer Varietäten herab. Die Wissenschaft hat aber den entgegengesetzten Verlauf genommen, indem sie vom Begriff einer natürlichen Art ausgehend zu den Gattungen, Ordnungen, Klassen und Reichen emporstieg, stets das morphologisch Gleichartige verbindend und

[1]) AGARD, Theoria systematis plantarum (1858) pag. 2.

unter einem höheren Sippenbegriffe zusammenfassend. Dies ist nicht allein als wissenschaftliche Form für jede Classification das einzig correcte, sondern wir haben auch im ersten Theile dieser Abhandlung gesehen, dass es in der Natur begründet ist. Nur sieht man leicht ein, dass die Subordination der Sippenbegriffe im Verhältniss zur Naturwahrheit leicht zu gering ausfällt, indem nämlich viel zu viel coordinirt wird, was subordinirt werden sollte. Fassen wir z. B., indem wir das Beispiel von *Dryas* (pag. 213) weiter verfolgen, den Artbegriff so auf, dass der oben dargestellte gesammte Formenkreis zum Begriff der erweiterten Art *Dryas octopetala* gehört und dass er in die beiden Unterarten **D. chamaedryfolia* und **D. integrifolia* zerfällt, so erscheinen in dieser systematischen Darstellung beide Unterarten gleichwerthig. Wahrscheinlich sind sie es nicht, und ich will der Kürze wegen, um das Beispiel zu benützen, die Wahrscheinlichkeit als gewiss annehmen, dass *Dryas chamaedryfolia* in der Glacialperiode sehr weit continuirlich verbreitet mit derselben, ziemlich unveränderten Form sich auf den jetzt getrennten Hochgebirgssystemen — Pyrenäen, Alpen, Kaukasus, Altai, Ost-Asien, Felsengebirge — und zugleich im arktischen Florengebiet erhalten habe, dass aber an einer Stelle dieses jetzt lückenhaften Gesammtareals, und zwar an seinem nördlichen Rande im westlichen Amerika, eine neue Tochterform *D. integrifolia* aus der alten Stammform entstanden sei. In der Natur ist also vorhanden:

{ *Dryas chamaedryfolia*
|
D. integrifolia

Aus dem Grunde, weil die Artcharaktere bei beiden nicht in so hohem Grade abweichen, wie wir sie bei vielen anderen Arten abweichen sehen, betrachten einige Autoren die *D. integrifolia* als Varietät der anderen, und damit würden sie wiederum die phylogenetische Wahrheit treffen, wenn sie dann vielleicht die Hauptform *Dryas octopetala* nennen, und die Labradorpflanze *D. octopetala, var. integrifolia.* Andere betrachten beide als Arten und nennen die eine *D. octopetala,* die andere *D. integrifolia,* begehen damit den Fehler, beide Arten als coordinirt anzunehmen, während meiner Meinung nach die letztere phylogenetisch der ersteren subordinirt ist. Wenn wir nun aber die Charaktere beider *Dryas* hinsichtlich ihrer Gemeinsamkeit betrachten und im Verhältniss zu irgend einer dritten Art, z. B. *Dryas Drummondii* Rich., welche sich von den beiden ersteren gleichmässig verschiedenartig erweist, so erhalten wir ein complicirteres Bild, etwa so:

Dryas
/ \
Drummondii *chamaedryfolia*
|
integrifolia.

Dryas integrifolia und *chamaedryfolia* haben gemeinsame Charaktere jener dritten Art gegenüber; sie bestehen darin, dass beide weisse Blumen und lineare Kelchzipfel besitzen, während die gelben Blumen von *D. Drummondii* eiförmige Kelchzipfel zeigen; will man die Gemeinsamkeiten von *D. chamaedryfolia* und *integrifolia* gegenüber der *D. Drummondii* als solche hervorheben, so muss man sie beide der einen dritten als coordinirte Sippen gegenüberstellen. Aus der Abstraction davon entsteht eine ideale Art, welche wir *D. octopetala* nennen wollen; unter dieser *D. octopetala* unterscheiden wir dann zwei Unterarten, und machen also folgende Darstellung:

Dryas

/ \

Drummondii *octopetala*

|

chamaedryfolia → *integrifolia*

Dryas octopetala ist demnach eine ideale Species, welche zwei Unterarten umfasst und so dargestellt wird, als wenn es einstmals eine Stammform gegeben hätte, welche in die beiden Tochterarten **chamaedryfolia* und * *integrifolia* zerfallen wäre.

Es könnte ja nun Jemand diese letztere phylogenetische Ansicht haben; darüber lässt sich streiten; in vielen Fällen, besonders da, wo viele ähnliche und stammverwandte Arten und Unterarten zusammen wachsen, wird es gar nicht möglich sein, zwischen mehreren einander widersprechenden phylogenetischen Anschauungen über solche Unterarten zu entscheiden. Aber immer bleiben unbeirrt durch die über sie gehegten Anschauungen die Formen in ihrer Aehnlichkeit und gewissen Verschiedenheit bestehen und verlangen einen Ausdruck dafür; wir behelfen uns mit möglichst wenigen Sippenbegriffen, es den ausführlichen und wechselfähigen phylogenetischen Ableitungen in Stammbaumform überlassend, nähere Auskunft über die Subordination oder Coordination zu ertheilen. — Noch complicirter würde sich die Frage bei dem von Kerner entlehnten Beispiel der Section *Tubocytisus* (siehe der Stammbaum pag. 232) stellen; der Sectionsbegriff *Tubocytisus* erklärt sich als ein idealer von selbst, entspricht damit völlig den Sippenbegriffen von höherem Range, als ein Artcomplex ist, sofern nicht eben einmal eine Ordnung oder Gattung auf nur eine einzige Art beschränkt ist und sich demnach in allen Einzelheiten an dieses eine Vorbild zu halten hat. Aber die unter *Tubocytisus* zusammengefassten Arten sind lebend vorhanden, gelten als Arten bei den einen Autoren, als Arten und Unterarten bei den andern. Wenn aber die Systematik die Charaktere der hypothetischen Stammformen *Cytisus virescens* und *elongatus* entwerfen will, so hält sie sich an die jetzt mit diesem Namen belegten engeren Formenkreise vom Range einer Art, ohne die abgeleiteten Tochterformen mit in die Charakterisirung hineinzuziehen; will sie das letztere thun, so vervielfältigen sich die eben für nur zwei *Dryas*-Formen angedeuteten Schwierigkeiten. Was aber hier als Beispiel für Unterarten, Arten und eine Gattungssection berührt wurde, wiederholt sich in noch höherem Maasse bei den Sippen höheren Ranges; überall sieht man, dass es einerseits aus Mangel an positiven Kenntnissen in der Abstammung der jetzt lebenden Formenkreise, andererseits aus der Unmöglichkeit, in Sippenbegriffen mit einfacher Bezeichnung die Mannigfaltigkeit der durch die Abstammung entstandenen und von uns mit grösserer oder geringerer Wahrscheinlichkeit für die Richtigkeit wieder aufgefundenen Verwandtschaftslinien hineinzulegen, unmöglich ist, im Kleinen wie im Grossen das natürliche System zu einem adäquaten Ausdruck der Natur zu machen und Sippen von jedesmaligem richtigen Range zu construiren. — Es ist nun nach dieser allgemeinen Auseinandersetzung, die sich nur der Einfachheit wegen an die Sippen niedersten Ranges als an Beispiele hielt, die Subordination und der Begriff der in der Systematik allgemein gebräuchlichen Sippen eingehend zu betrachten. Diese Sippen bezeichne ich selbst als

Entwicklungsstufen *(Gradus)* oder Entwicklungsreiche *(Regiones)*.
Abtheilungen *(Divisiones)*
Klassen (Ordnungsreihen, *Classes)*
Ordnungen (Familien, *Ordines)*
Ordnungsabtheilungen *(Tribus)*
Gattungen *(Genera)*
Gattungsabtheilungen *(Sectiones)*
Rotten *(Typi polymorphi)*
Arten *(Species)*
Spielarten *(Varietates)*.

Ausserdem kann jede Sippe noch eine weitere Abstufung durch den Zusatz von Unter- (Sub-) erhalten; es giebt also noch Unterklassen, Unterordnungen, Unterarten u. s. w. Von diesen vielen abgestuften Sippen sind die wichtigsten, d. h. diejenigen, auf welche die Praxis der natürlichen Systematik, die Phytographie, von jeher das grösste Gewicht gelegt hat, die Art-, Gattungs- und Ordnungsbegriffe, und diese sind jetzt einer eingehenden Betrachtung zu unterziehen. —

Der Artbegriff. — Es wird jetzt gewöhnlich in der schon von Schleiden oben angeführten Weise gesagt, nur die Individuen seien die realen Gegenstände der Betrachtung, schon der Begriff der niedersten festen Sippe, der einer einzelnen Abart in einem grösseren »Art«-Formenkreise, sei schwankend und durch nichts feststellbar. Ich glaube, es ist dies zu viel behauptet; wir können uns experimentell überzeugen, in welchem Maasse ein Schwanken der äusseren Form geschehen kann, ohne dass der Charakter einer einzelnen Sippe niedersten Ranges damit verloren geht. Wenn man die Samenkörner einer einzigen ganz gleichmässigen Ernte unter den verschiedensten äusseren Bedingungen, unter denen überhaupt noch ein Gedeihen der betreffenden Pflanze möglich ist, aussäet, so hat man den Erfolg vor Augen, den gemeinsamen Charakter durch Verschiedenheit der äusseren Einflüsse verdunkelt zu sehen; man weiss aber ganz genau, dass innerhalb aller dieser Variationen keine neue »Abart« entstanden ist, sondern dass alle Schwankungen der Form in diesem Falle individuell sind und erst in langen Generationsreihen vielleicht vererbungsfähig würden. So verdunkelt auch die Natur durch die Verschiedenheit der Bedingungen, in die sie die Abkommenschaft einer einheitlichen Sippe versetzt, die Gemeinsamkeit ihres Charakters, bis sie dann im Laufe langer Generationen vielleicht den vorhandenen Charakteren einen neuen eigenartigen Zug hinzufügt und dadurch eine neue Spielart erzeugt. In diesem Werdeprozess allerdings die Grenze zu finden und zu sagen: »Hier fängt eine eigene Spielart an«, stösst bekanntlich auf unlösbare Schwierigkeiten. Dennoch beobachten wir in der Mehrzahl der Fälle Formenkreise, welche in dem alten Sinne als »Arten«, vielleicht mit Hinzufügung einer grösseren oder kleineren Zahl von Spielarten, gelten müssen; wenn das nicht jetzt noch so wäre, so würde in der älteren Naturforschung, in der Botanik seit Aristoteles, gar nicht der fixe Begriff für »Art« entstanden sein; denn die Art erscheint als Ruhepunkt in der Weiterentwicklung der organischen Welt, gebildet durch conservative Anpassung, so leicht auch aus den Arten unter gewissen, aber längst nicht immer zutreffenden Bedingungen Spielarten hervorgehen können, welche unter divergenter Weiterentwicklung ihrer Charaktere neue Arten zu werden die Fähigkeit haben. Für uns liegt daher eine Beruhigung in der Thatsache, dass wir mit Recht die »Arten« in demselben Athemzuge variabel und auch

wieder constant nennen dürfen: sie sind eben beides, nur mit der Einschränkung, dass die Fähigkeit, sich in neue Arten aufzulösen, keine unbeschränkte, sondern im Gegentheil durch die Wirkung der Kreuzbefruchtung am natürlichen Standorte und durch die Concurrenz der anderen Arten, welche die grosse Menge überhaupt möglicher Standorte sehr verringern, eine sehr beschränkte ist, und andererseits mit der Einschränkung, dass die Constanz nur eine zeitweilige ist.[1]) Kerner, mit dessen in der unten genannten Schrift geäusserten Meinung über die Art-Erkennung ich übereinstimme, legt daher die Grundlage des Artbegriffes in die Gleichförmigkeit, die Grundlage für die Sippen höheren Grades in die Aehnlichkeit verschiedenen Grades; er bezeichnet die Art als den »Inbegriff aller über ein bestimmtes Areal verbreiteten gleichförmigen und sich durch längere Zeit in der Mehrzahl ihrer Nachkommen gleichförmig erhaltenden Individuen«[2]); die Gleichförmigkeit erstreckt sich natürlich nur über die erblichen Merkmale und lässt die dem ontogenetischen Experimente zugänglichen ausser Acht.

Die systematische Schwierigkeit liegt nur in der Festsetzung der Gleichförmigkeit, oder der Festsetzung einer Grenze zwischen Spielarten, Unterarten und Arten; hier herrscht auch bei den selbständig arbeitenden Autoren eine Verschiedenheit, welche zeigt, dass eine allgemeine Uebereinkunft sich nicht erzielen lässt, auch wenn sie von der Theorie absähe und nur das Interesse der wissenschaftlichen Praxis im Auge haben würde. Halten wir uns sogleich an ein Beispiel, und zwar mag die *Dryas*, da sie durch Figur 1 erläutert ist, wiederum dazu dienen. Wir haben im Herbarium die grossblättrigen Formen von *Dryas chamaedryfolia* der asiatisch-europäischen Hochgebirge, daneben die kleine Form mit ganzrandigen und umgerollten Blättern von *D. integrifolia* aus Labrador; es hilft für die Praxis hier nicht die Ausrede, man müsse beide Formen an ihren natürlichen Standorten lebend vergleichen, bei der weiten Ausdehnung des *Dryas*-Areals ist es unmöglich. Die beiden Extreme unserer Figur eignen sich vortrefflich zur Diagnose von zwei Arten, die Unterschiede lassen sich knapp und deutlich ausdrücken; die Uebergänge zahlreicher Art, von denen einige gezeichnet sind, erschweren die Sache; die kleinblättrige lappländische Form mit klein gekerbten und schon herzförmig am Grunde gestalteten Blättern neigt der Labrador-Pflanze zu, doch würde immer der Artunterschied, gestützt auf die gekerbten Blätter der einen und die herzförmig-lanzettlichen der anderen mit ganzem, zurückgerollten Rande bestehen bleiben, wenn nicht die grossblättrigen Labrador-Pflanzen, wahrscheinlich an üppigerem Standorte gewachsen, am unteren nicht mehr stark zurückgerollten Rande ihrer grösseren Blätter einige Einkerbungen erhielten. Die Diagnose wird in ihrer Schärfe hinfällig.

Hier haben wir nun eine Frage, welche Kerner in einer hinsichtlich der Gesammtauffassung meisterhaften Schrift[3]) behandelt hat, in welcher ich aber mit der Fassung der Antwort verschiedener Meinung sein muss. »Was sollen wir thun,« sagt Kerner, »wenn wir in der freien Natur zwei oder mehrere durch äussere Merkmale verschiedene Pflanzentypen durch Uebergänge verbunden finden? Sollen wir in solchem Falle, oder dann, wenn uns durch Versuche bekannt ist, dass mehrere als verschieden erscheinende Gewächse unter gleiche äussere Verhältnisse

[1]) Vergl. Kerner, Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden, pag. 48.

[2]) A. a. O., pag. 46.

[3]) Gute und schlechte Arten, Innsbruck 1866; pag. 46. (Abdruck aus der Oesterr. botan. Zeitschrift 1865).

gebracht, auch in allen ihren Merkmalen übereinstimmend werden, diese unter den Begriff einer Art zusammenfassen oder alle Pflanzentypen, welche sich unterscheiden, beschreiben und wiedererkennen lassen, als gleichberechtigte Arten hinstellen? Ich (KERNER) erkläre mich nun auf das entschiedenste für das letztere Verfahren und muss mich gegen die andere Methode schon aus dem Grunde aussprechen, weil mir die Erfahrung gelehrt hat, dass die Reihen von unterscheidbaren Formen, welche wir dann consequenter Weise zusammenfassen müssten, schliesslich so ausgedehnt und vielgliederig werden, dass am Ende aller Ende die Schilderung des gemeinschaftlichen Vorbildes, welches einer solchen Reihe zu Grunde liegt, eben nicht mehr die Beschreibung einer Art, das heisst nicht mehr die Angabe der Merkmale eines in der Natur durch wirklich vorhandene Gestalten repräsentirten Pflanzentypus ist, sondern zu einer durch Angabe mehrerer gemeinsamen Merkmale hervorgebrachten Vorstellung einer über der letzten systematischen Einheit oder Art stehenden Stufe, das ist also der Rotte wird. Indem wir aber diesen Standpunkt festhalten, müssen wir consequenterweise auch die Ideen der Artbeständigkeit fallen lassen und zugeben, dass ganze Reihen jener systematischen Einheiten, welche wir als Arten auffassen, unter vollständig gleiche Lebensbedingungen gebracht auch mit gleichen Merkmalen in Erscheinung treten könnten.« Diese Ansicht, von der ich nicht wüsste, dass KERNER bei seinen späteren floristischen Arbeiten von ihr abgewichen wäre, kann ich aus theoretischem und praktischem Grunde nicht theilen. Ich formulire daher in dem gegebenen Beispiel von *Dryas* aus den beiden Extremen die Unterarten (mit * als solche bezeichnet), gleichbedeutend mit stärksten Varietäten *Dryas* * *chamaedryfolia* und * *integrifolia*, und subordinire beide einer (so zu sagen) idealen Art *Dryas octopetala*, welche übrigens in der Natur in den Uebergangsformen selbst vorhanden ist und gewissermaassen zwischen den Charakteren beider Unterarten in der Mitte steht; ausserdem stehen dann die kleinblättrige Lappland-Pflanze und die mit anders geformten und gekerbten Blättern versehene osteuropäische Gebirgspflanze meiner Auffassung nach im Range schwacher Spielarten (Varietäten). — Welches sind nun die Gründe für eine derartige, von KERNER abweichende Auffassung?

Der Artbegriff, wie er seit alter Zeit in der Systemkunde traditionell geworden war, ist wirklich etwas sehr natürliches; er ist zu vertheidigen nicht der alten Tradition, sondern der ihm innewohnenden Natürlichkeit wegen, die sich im unbefangenen Natursinn des mit den Pflanzen verkehrenden und sie betrachtenden Volkes äussert. So ist es auch in früherer Zeit angesehen, wo man die Transmutationslehre noch nicht in ihrer Rückwirkung auf das System anwenden und darnach seine Entschlüsse fassen konnte. »Die Natur,« sagt PYRAME DE CANDOLLE 1819 in seiner Theorie élémentaire, »zeigt uns allerdings zunächst nur Individuen; dies ist wahr, aber man hat oft falsche Schlüsse daraus gezogen. Obgleich alle Eichen eines Waldes und alle Tauben eines Schlages nur Individuen sind, hat es jemals des geringsten Studiums bedurft, um zu erkennen, dass sich diese Individuen mehr unter einander gleichen als irgend einem der sie umgebenden Wesen? Bedarf es erst der Wissenschaft, um sich zu vergewissern, dass alle Eicheln dieser Eichen und die Eier dieser Tauben unter günstigen Umständen Wesen hervorbringen, die denen, die sie geschaffen, mehr ähneln als irgend einem andern? Aus diesen beiden populären Erfahrungen hat sich die Idee der Species abgeleitet. Man bezeichnet unter diesem Namen die Vielheit aller Individuen, welche sich unter einander mehr gleichen als den andern, und

welche durch Wechselbefruchtung fruchtbare Individuen hervorbringen können.« Wir wissen jetzt schon lange, dass auch morphologisch verschiedene Arten fruchtbare Bastarde erzeugen können, und dürfen daher auf das Experiment der fruchtbaren Kreuzung den Artbegriff nicht stützen. Wir können daher »die grössere Aehnlichkeit unter einander« bis zum Begriff der »vollständigen Gleichförmigkeit unter gleichen äusseren Bedingungen« in enge Grenzen schliessen und dürfen das Species nennen. Würde dies gleichmässig durchgeführt, so liesse sich nichts dagegen sagen, wir erhielten dann als Inhalt unserer niedersten festen Sippe, an welche sich gewöhnlich ein fester Name anschliesst, einen morphologisch eng begrenzten Formenkreis. Der Lauf der Wissenschaft ist aber ein anderer gewesen; befangen unter dem Dogma ewiger Constanz der Arten erkannte die ältere Zeit die Varietäten an als Vorkommnisse, welche den Artcharakter trüben können; sie rechnete zu Varietäten besonders alle jene Formen, welche durch mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Uebergänge mit der als Hauptform betrachteten Art zusammenhingen oder nicht constante Merkmale besitzen sollten. Auf dieser Sachlage fand unsere neue Zeit, mit der Kritik der Abstammungslehre ausgerüstet, das System hinsichtlich der »Arten« vor; sie darf sehr wohl den Artbegriff enger fassen, muss aber dann diesen engen Begriff gleichmässig durch das ganze Pflanzenreich durchführen, da es eine innere Nothwendigkeit zu sein scheint, dass diejenigen phylogenetisch oder der Phylogenie nachgeahmten systematisch berechtigten Sippen, welche wir als Abstufungen der Verwandtschaft mit dem natürlichen Tact eines unbefangenen Beobachters herausgreifen, im ganzen Pflanzenreiche einen möglichst gleichmässigen Rang einnehmen. Es ist nun also nur noch die Frage: muss die neuere Zeit zur Erzielung weiteren wissenschaftlichen Fortschritts allgemein den Speciesbegriff so verengern, dass die geforderte Gleichförmigkeit im strengsten Sinne (unter gleichen äusseren Einwirkungen) erreicht wird? Hier glaube ich verneinen zu sollen, und KERNER's wie anderer Autoren Meinung zuwider bin ich selbst der Ansicht, dass für die Zwecke der Wissenschaft viel mehr durch die Möglichkeit erhöhter Abstufungen gesorgt wird. Eine solche Abstufung mehr stellt die Unterart vor; sie soll verwendet werden, wenn eine morphologisch fixe Art im gleichen oder getrennten Areal derartige Umbildungen erlitten hat, dass man die Herausbildung zweier oder mehrerer neuer fixen Arten gewissermaassen im letzten Zustande der Entwicklung sieht. Sind die Charaktere überhaupt noch sehr schwach, so genügt dafür der Begriff der Spielart; sind sie stark genug, um, in den Extremen verglichen für Artunterschiede nach dem herkömmlichen Gebrauch zu genügen, sind aber gleichzeitig Uebergangsformen da, um welcher willen man früher auf die verschiedenen Formen nur eine Abart begründet haben würde, so tritt die Unterart als neuer und stärkerer Sippenbegriff ein. Der Vorwurf gegen dies Verfahren, dass dadurch der Artbegriff nicht mehr in sondern über der letzten systematischen Einheit liegt, hat für die Form des Systems keine grosse Bedeutung. Wenn man z. B. *Cornus suecica* und *C. canadensis*, *Trientalis europaea* und *Tr. americana* als Repräsentativ-Unterarten je einer, früher beiden Erdtheilen gemeinsamen Stammform, welche *Cornus herbacea* und *Trientalis heptapetala* genannt werden möge, ansieht, so geschieht das zunächst aus der Unmöglichkeit, alle europäischen Formen von allen amerikanischen Formen der bezüglichen Arten zu unterscheiden. Denn könnte man das, so würde man sie eben unbedenklich als Repräsentativ-Arten ansehen. Man begründet also in diesen Fällen den Artbegriff doch nicht

ideal über zwei in sich völlig verschiedenen Formen, sondern als Durchschnitt aus zwei einander vielfältig entsprechenden Formen. Bei der Mannigfaltigkeit der Individuen auch innerhalb einer eng begrenzten Sippe vom Unterart-Range giebt es auch in Amerika von *Trientalis* Individuen, welche sich kaum irgendwie von den europäischen unterscheiden lassen, und umgekehrt; es ist dies um so leichter möglich, als ja die Trennung beider Unterarten noch so jungen Alters ist, dass die gemeinsame Abstammung noch überall gleichartig wieder durchbrechen kann; trotzdem geht aber die Weiterentwicklung beider ihren divergenten Weg.

Schliesslich folgt schon aus den im ersten Theile gemachten Auseinandersetzungen über das ungleiche Alter der Arten überhaupt, dass dieses auch eine gewisse Freiheit der Zusammenfassungen in abgeschlossene Sippen nöthig macht, und diese Freiheit soll durch die beiden unter der Species subordinirten engeren Begriffe von Subspecies und Varietät erzielt werden. Dadurch wird praktisch an Uebersichtlichkeit des Systems gewonnen, es wird dadurch »natürlicher«; der ungleiche morphologische Werth desselben Sippenranges (wie der der »Art«) ist für die Verwendung dieser Sippen im wissenschaftlichen Gebrauch incorrect und lässt an ihrer natürlichen Auffassung zweifeln; eine zu enge Begrenzung des Artbegriffes ist — weil den Gesammtüberblick über das Pflanzenreich wie über irgend ein natürliches Florenreich oder Floren-Gebiet erschwerend — gefährlich und erhöht zu sehr die Schwierigkeiten, sich mit denjenigen Formcomplexen bekannt zu machen, welche es durch die Rolle, die sie in der Natur spielen, am ehesten nöthig machen.

Ohne hier etwa den oben gemachten Ausspruch widerrufen zu wollen, dass die Arten recht wohl in so fern zeitweilig constant zu nennen sind, als ihre Fähigkeit sich in neue aufzulösen, keine unbeschränkte ist, will ich doch hier darauf aufmerksam machen, dass die Variabilität auch bei den allgemein als ganz fest anerkannten Arten sehr gross ist. Es braucht durchaus nicht immer nur *Rosa, Rubus* und *Hieracium* in der mitteleuropäischen Flora als polymorph zu gelten, wenn auch bei ihnen besondere Verhältnisse statthaben; es bedarf nur eines Studiums bei anderen Arten, um die Bildung erster leichter Abarten zu sehen. Es mag hier auf eine lehrreiche Schrift von Kienitz[1]) hingewiesen werden, aus welcher die Variabilität bei unseren Eichen, Ahornen, Tannen, Fichten und Kiefern gerade in den Punkten, die zur Bestimmung verwendet zu werden pflegen, nämlich in den Früchten, sehr anschaulich hervorgeht und zugleich durch physiologische Versuche auf ein anderes Gebiet anwendbar gemacht wird.

Auch von den Spielarten muss behauptet werden, dass dieselben ihre »sehr leichten« morphologischen Charaktere wahrscheinlich in vielen Fällen mit grosser Zähigkeit festhalten und also durchaus nicht etwas so leicht Entstehendes und Vergehendes sind, wie es auch noch nach Einführung der Descendenztheorie in die Wissenschaft vielfach angenommen wird. Ja wenn wir bei manchen »variabeln« Arten die Extreme in ihren Varietäten verfolgen, so will es oft scheinen, als wenn ihre morphologischen Charaktere nicht einmal sehr »leicht« wären; es erscheint wenigstens der Artbegriff, dem sie untergeordnet sind, dann durchaus nicht mehr als etwas »Gleichförmiges«.

Wollte man alle solche ausgesprochenen, aber durch die sanftesten Uebergänge mit einander verbundenen Variationen als Art aufstellen und von den Floristen verlangen, dass sie dieselben mit dem auch sonst in der formellen Systematik gebräuchlichen Zubehör kennen lernen und beobachten sollen, so

---

[1]) Dr. M. Kienitz, Ueber Formen und Abarten heimischer Waldbäume; Berlin (Springer) 1879. 43 S. mit 4 Taf.

verfiele man in den Fehler von A. Jordan[1]), der auf die Erblichkeit und Unveränderlichkeit der Spielarten in der französischen Flora sich stützend dieselben als »Arten« auffasst, die früheren als Arten angesehenen Formenkreise spaltet und dabei die Hoffnung ausspricht, die Anzahl der Phanerogamen in der französischen Flora einst um das Zwölffache vermehren zu können. Grosse Freude für diejenigen, welche ihr sonst kleines Herbarium dadurch ebenfalls auf zwölffache Grösse heranwachsen sehen werden! Im Interesse der Wissenschaft ist aber zu verlangen, dass gerade die an Spielarten und Unterarten polymorpher Sippen gemachten Untersuchungen, weil dieselben fast die einzigen sind, welche sich nach dem heutigen Zustande der Wissenschaft mit phylogenetischer Methode anstellen und zur Beleuchtung der Abstammungslehre verwenden lassen, auch mit den Erklärungen und geographich wie morphologisch begründeten Deutungen nach eben dieser phylogenetischen Methode veröffentlicht werden, weil der Gegenstand, den sie behandeln, eigentlich nur in diesem Sinne wissenschaftlich von allgemeinem Werth ist.

In solchen Fällen der Darstellung wird man kaum immer mit den unter der »Art« subordinirt gedachten Sippenbegriffen »Unterart« und »Spielart« ausreichen; ich nannte dieselben nur als letzte für die Darstellung des Systems geradezu unentbehrliche Sippenbegriffe. Man kann ja leicht z. B. mit Focke,[2]) welcher die Unterarten »Racen« genannt sehen will[3]) noch unter diesem Begriff folgende auf die grössere oder geringere Constanz begründete Zwischenstufen unterscheiden:

1. Abarten; dieselben sind in der Regel beständig, liefern aber von Zeit zu Zeit Rückschläge, deren Nachkommenschaft nicht zur Abart zurückkehrt; sie sind nicht in auffallender Weise von äusseren Verhältnissen abhängig. (Entspricht also etwa dem Begriff von »schwachen Unterarten« meiner Benennungsweise.)
2. Spielarten oder Schläge; dieselben sind bedingungsweise beständig, nämlich unter Voraussetzung gewisser äusserer Verhältnisse, also in einem bestimmten Boden oder Klima. Unter Umständen, die ihnen nicht zusagen, zeigen sie Neigung zur Rückkehr in die Stammform. (Entspricht dem in dieser Abhandlung für »Spielart« gebrauchten Sippenbegriff.)
3. Spielformen; sehr unbeständig, treten gelegentlich auf, bleiben aber in ihrer Nachkommenschaft veränderlich. (Ich würde dies »Stämme«, *Gentes* nennnen.)
4. Individuelle Abänderungen; ohne merkliche Neigung zur Vererbung. (Einzelpflanzen.)

Hierin sind also, da die individuellen Abänderungen der experimentell-physiologischen Behandlung fähig sind und daher nicht in die systematischen Sippen gehören, noch zwei Zwischensippen unter dem Namen von Abarten und Spielformen geschaffen. Auch sonst ist noch viel Beachtenswerthes in der genannten Schrift gesagt, auf das der geneigte Leser hingewiesen werden mag, und es scheint wichtig hervorzuheben, dass auch sie auf den Fehler aufmerksam macht, der darin liegt, dass man als zu den Eigenschaften einer Sippe vom Artrang die Constanz ihrer Charaktere, dagegen zu denen einer Sippe von Unterart- oder Spielart-Rang die Inconstanz ihrer geringeren Charaktere vielfach für nöthig hielt oder noch jetzt hält; es widerspricht diese letztere Meinung den Erfahrungen und der

---

[1]) Remarques sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des espèces végétales affines. Lyon 1873.

[2]) Dr. W. O. Focke, Ueber die Begriffe Species und Varietas im Pflanzenreiche. Jena 1875 (Abdruck aus der Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch.) 65 S.

[3]) Mit »Race« verbindet Nägeli den Begriff der Culturform; ich selbst halte den Namen »Unterart« für sehr bequem.

Theorie, weil aus den Spielarten sich bei fortschreitender Divergenz der Charaktere die Arten herausbilden und also immer nur graduelle, nicht essentielle Unterschiede zwischen beiden Sippen vorhanden sein können.

Schliesslich muss jeder Systematiker, der an die specielle Bearbeitung irgend einer geographisch oder systematisch abgegrenzten Pflanzengruppe geht, nach sorgfältiger Ueberlegung seiner Principien für die Umgrenzung der Arten (möglichst in Uebereinstimmung mit der seit alter Zeit herrschenden Auffassung) dieselben weder blind noch starr anwenden wollen, sondern so, wie es die Naturforschung stets verlangt, den vielfach ungleichartigen Umständen nachgebend und mit ihnen rechnend. Damit entkräften sich von selbst viele Vorwürfe, die in den Schriften über »Species und Varietät« gegen alle Methoden der Abgrenzung, die überhaupt möglich sind um eine vernünftige Gleichförmigkeit in möglichstem Einklang mit der Naturwahrheit zu erzielen, erhoben werden; diese Kritiken fangen gewöhnlich an: »unter diesen Umständen ist das Verfahren sehr zweckmässig und tadelsfrei; aber wenn . . . . .«; nun, für jene Fälle, die hinter dem »aber« oft nur in der Theorie erdichtet folgen, muss der Systematiker eben selbst eine Lösung bereit haben, welche besser ist als die, welche ihm im voraus zum Vorwurf gemacht wird. —

Werfen wir zum Schluss dieser Betrachtung über die Art-Abgrenzung noch die Frage nach den Charakteren auf, welche für sie verwendet werden sollen, so ergiebt sich die Antwort darauf von selbst aus der oben verlangten morphologischen Gleichförmigkeit der Artsippen. Jede beständige erhebliche Ungleichförmigkeit berechtigt zur Unterscheidung verwandter Artsippen, z. B. Blattform, Haarbildungen, Modificationen im Blüthenstand, die Proportionen der einzelnen Blüthentheile, selbst Blüthenfarbe und Blüthezeit. Absolute Grössenunterschiede allein berechtigen nicht einmal zur Unterscheidung von Spielarten, da sie dem physiologischen Experiment unterworfen sind und also in einer Generation umschlagen.

Der Gattungsbegriff. — Wie der Artbegriff so ist auch der Gattungsbegriff von der Volksbezeichnung hergeholt und unter allmählich verbesserter, d. h. gleichmässiger gemachter und wissenschaftlich erklärter Form in die Wissenschaft hineingetragen. Die Alpenbewohner kennen die Alpenrosen als Gattung und unterscheiden durch Zusätze die Art der Gattung, welche sie meinen; die in Deutschland fast allgemein verbreiteten Arten von *Vaccinium* werden, obgleich sie sehr verschiedene Namen führen, doch vom gewöhnlichen mit der Natur verkehrenden Volke als zu einander gehörig betrachtet, wenigstens gilt dies so für *Vaccinium Vitis Idaea, Myrtillus, uliginosum*; nur *V. Oxycoccos* wird für etwas anderes erklärt und hat auch mindestens den Rang einer eigenen Gattungssection. Die Heckenrose, Theerose, Moosrose und Centifolie gelten bei Jedem als »Rosen«; die wissenschaftliche und vulgär aufgefasste Gattung deckt sich hier völlig. In dieser Natürlichkeit liegt die feste Begründung des Sippenbegriffes »Gattung«, welchen sonst die wissenschaftliche Erklärung kaum populär machen könnte; es bedarf kaum noch dieser Erklärung, dass wir diejenigen »Arten« unter einer »Gattung« zusammenfassen, welche sich unter einander mehr als irgend welchen anderen Arten ähneln. Indem wir also die Arten zusammenfassen, steigen wir zu einer Sippe höheren Ranges empor, und es gelten für die Zusammenfassung der Arten zu Gattungen im Grunde alle jene Schwierigkeiten, welche beim Zusammenfassen der Individuen zu bestimmt abgegrenzten Arten geltend gemacht wurden; dieselben brauchen nicht wiederholt zu werden, und es ist selbstver-

ständlich, dass der Boden der Naturwahrheit bei den Sippen dieses Grades schon deshalb sehr unter unseren Füssen schwindet, weil nunmehr an Stelle der »Gleichförmigkeit« das Princip der »grösseren Aehnlichkeit« tritt, und in diesem Punkte verschiedene Ansichten sich noch eher geltend machen können. Thatsächlich finde ich auch die Gattungen viel ungleicher im Pflanzensystem hergestellt als die Arten, vorzüglich wohl deshalb, weil in manchen einförmig gebauten Ordnungen geradezu eine Sucht sich geltend gemacht hat, nach einer Schablone eine grössere Anzahl von Gattungen zu unterscheiden, damit nicht einzelne derselben einen übermässigen Umfang erhielten. Und doch ist nichts natürlicher, als dass sehr ungleiche Mengen verschiedener Arten diese und jene Gattung zusammensetzen. Dazu kommt, dass man mit der einzelnen Art experimentiren kann; man kann die Uebergänge studiren, wie sie in der Natur wirklich vorkommen, man kann Abweichungen von der allgemeinen Gleichförmigkeit auf äussere Ursachen zurückführen oder sie als entstehende Unterarten erkennen. Verschiedene Gattungen bilden zwar auch, wie man sich systematisch ausdrückt, Uebergänge, aber dieselben liegen bei ihnen nicht mehr in den einzelnen Formen, sondern vielmehr in den aus einem grösseren Formen-Kreise abgeleiteten Charakteren. Bezüglich der letzteren ist aber sogleich an den alten Ausspruch LINNÉS zu erinnern: *Character non facit genus*, womit gesagt sein soll, dass die Gattungen im System etwa so aussehen sollen, wie sie in der Natur entwickelt zu denken sind. Und dieses hat man sich doch wohl so vorzustellen, dass, wie die Gleichförmigkeit die verschiedenen Individuen zu einer Art zusammenfasst, so die Gleichartigkeit des Grundtypus die verschiedenen Arten zu einer Gattung.

Bleiben wir einmal als Beispiel bei den deutschen Vaccinien stehen, welche als wohlbekannte Arten betrachtet werden dürfen; von der gewöhnlichen Heidelbeere *(V. Myrtillus)* ausgehend erkennt man in der Moorheidelbeere *(V. uliginosum)* sogleich die Schwesterform; sehr ungeübte Leute verwechseln ja beide, während der geübte Blick die Artverschiedenheit in allen Organen erkennt, an der Form der Blätter, welche bei *Myrtillus* klein gesägt, bei *uliginosum* ganzrandig sind, und eine ganz verschiedene Färbung besitzen, bei *V. uliginosum* blaugrün sind; die Aeste sind bei *Myrtillus* scharfkantig, bei *uliginosum* rund; die Blüthenstiele stehen bei *Myrtillus* einzeln zwischen den Blättern herabgebogen, bei *uliginosum* zu 2—3 gehäuft; die Corollen stellen bei *Myrtillus* rundliche, bei *uliginosum* längliche Krüge dar; die blauschwarzen Beeren von *Myrtillus* schmecken ganz anders als die hellblau bereiften Beeren von *uliginosum*; die Zeiten der Blattentwicklung, Blüthe und Fruchtreife, endlich das geographische Areal sind bei beiden ähnlich, aber verschieden. Durch den Vergleich dieser beiden Arten im Blick geschärft findet man nun unschwer in der Preisselbeere *(V. Vitis idaea)* die nächste verwandte Art; als immergrüner Halbstrauch mit lederartigen, unterseits punktirten Blättern, reichen endständigen Blüthentrauben und rothen Beeren genug abweichend lässt diese Art erkennen, dass sie von den beiden ersteren etwas mehr isolirt ist. Das beweist auch ein Unterschied im Blüthenbau: die Staminen der ersten beiden Arten haben auf dem oberen Rande zwei Hörner (ähnlich wie die Antheren von *Arbutus*, s. Bd. I, pag. 725, Fig. V A und B), *Vitis idaea* nicht. Der Begriff der Gattung *Vaccinium* hat also hiernach abzusehen von runden oder kantigen Aesten, vom Abfallen oder Stehenbleiben der Blätter, ihrer Randgestalt und ihren Punktdrüsen, von der Stellung der Blüthen, von den Antheren-Anhängseln und von der Farbe der Beeren, denn darin bewegen sich die Artcharaktere. Jede neu hinzukommende ähnliche Art wie die drei beschriebenen kann nun noch ein neues Stück zur Verwendung für den Gattungsbegriff rauben, wenn nicht, was daneben immer geschieht, ihre eigenen Charaktere sich in den schon für die einzelnen Arten zurückbehaltenen Merkmalen allein bewegen. So macht das nordamerikanische *V. stamineum* auch den Bau des Gynäceums unzuverlässig für den Gattungsbegriff, indem es ein zehnfächeriges Germen durch falsche Dissepimentbildung (s. Morphologie in Bd. I, pag. 736—737) erhält, die deutschen Arten aber keine falschen Dissepimente entwickeln und also nur 4 oder 5 Fächer im Germen zeigen; dagegen bewegt sich das ebenfalls nordamerikanische *V. caespitosum* vollständig in den

von unserem *V. Myrtillus* und *uliginosum* für die Artunterscheidung frei gelassenen Merkmalen, indem es die Blattform und die einzelnen Blüthen von *V. Myrtillus* mit der lang gestreckten Corollenform von *V. uliginosum* vereinigt. Bis hierher findet sich das natürliche Gefühl mit der Zuzählung aller dieser Pflanzen zu einer »natürlichen Gattung« im Einverständniss; gestört wird dasselbe erst durch Hinzutreten unserer nordischen Sumpfheidelbeere (*Vaccinium Oxycoccos*); der kriechende, krautartige Wuchs mit langhingestreckten Aesten will nicht recht zu den aufrechten Halbsträuchern passen, doch sind die Blätter immergrün wie bei *Vitis idaea;* die Blüthen stehen zu 2—3 beisammen auf langen Stielen, hängen über und zeigen eine tief viertheilige radförmige Corolle, stimmen in den Antheren wiederum mit *Vitis idaea* und entwickeln auch dieser ähnliche, aber sehr grosse und daher an den dünnen Stielen herabgebogene Beeren.

Hier sagt das Naturgefühl, die Grenze einer natürlichen Gattung werde überschritten; hier sei nicht mehr die Gleichartigkeit im Grundtypus vorhanden. Es hat das manche Systematiker bestimmt, die letztere Pflanze als eigene Gattung (*Oxycoccos* oder *Schollera*) von *Vaccinium* abzutrennen, und diese handeln also nach dem Naturgefühl und nach der sehr weisen Ueberlegung: dass die Gattungen charakterlos werden, wenn man nicht zusammengehörige Arten in ihnen vereinigt. Dennoch, wie wir oben auch *Dryas integrifolia* mit *chamaedryfolia* in einem Speciesbegriff als Unterarten liessen, lässt sich hier ein ähnliches Verfahren rechtfertigen, wenn alle *Vaccinium*-Arten oder *Vaccinium*-ähnliche Pflanzen mit einander verglichen werden. Man hilft sich hier mit dem Sippenbegriff des *Subgenus*, der Untergattung, damit die höhere Gattungseinheit nicht sogleich verloren gehe; *Oxycoccos* stellt eine Untergattung dar gegenüber den übrigen drei deutschen Arten; die letzteren zerfallen in zwei Sectionen: *Vitis idaea* für die eine, und *Myrtillus* für die anderen beiden Arten.

Es ist an diesem Beispiel besser, als wenn es sich nicht um einen einzelnen Fall gehandelt hätte, der Gattungsbegriff und die für die praktische Systematik in ihm entstehende Schwierigkeit erläutert; was letztere anbelangt, so sieht man leicht ein, dass die theoretischen Kenntnisse in der Abstammungslehre, die hinsichtlich der Artsippen noch praktische Erfolge haben können, hier nicht mehr ausschlaggebend einwirken können; sie selbst hängen im Gegentheil in den Einzelfällen von den systematischen Darstellungen ab und werden dadurch im voraus beeinflusst. Die Bildung kleinerer Sippenbegriffe unter dem grösseren Gattungsbegriff, also wenigstens Untergattung und Section, erweist sich ebenso nützlich als nothwendig und theoretisch richtig; es ist nur noch nicht von dem Begriff des »Typus polymorphus« oder der »Rotte« die Rede gewesen. Hiermit bezeichne ich eine Mehrzahl sehr nahe verwandter Arten, welche, obgleich sie als einzelne Arten Anerkennung verdienen, doch unter sich so nahe zusammenhängen, als wenn sie noch eine einzige sehr grosse, aber nicht mehr gleichförmige Art bildeten. Arten, welche ganz allein für sich dastehen, haben also keine Rotten mit anderen Arten zu bilden, wie ja auch Sectionen, Untergattungen oder Gattungen selbst auf nur einer einzigen Art beruhen können.

Die Himbeere und Brombeere mögen als Beispiel aus der deutschen Flora hier eintreten; die Himbeere (*Rubus idaeus*) stellt eine gut umgrenzte Art bei uns dar, die Brombeeren sind bekanntlich nach den neueren Untersuchungen in eine Fülle von Arten (resp. Unterarten) getheilt. Sie sind aber alle wenigstens so nahe verwandt, dass man aus ihnen eine Rotte bilden darf, welche irgend einen Namen (vielleicht *Rubus fruticosus*) tragen kann. Ueber die Benennung der Rotten überhaupt siehe unten im Abschnitt II.

Etwas enger ist der Begriff »*Typus polymorphus*«, den ich zur wissenschaftlichen Bezeichnung des Ausdrucks »Rotte« verwende, von ENGLER in der Monographie von *Saxifraga* angewandt, und dort entspricht er etwa dem Begriff einer grösseren Sammelart, welche in sich gut geschiedene Unterarten und Varietäten vereinigt; also ungefähr dem, was ich im Beispiele nach Vereinigung von *Dryas chamaedryfolia* und *D. integrifolia* mit *D. octopetala* bezeichnet habe. — Man darf nicht erwarten, dass da, wo innere Nothwendigkeit zu gleichem Formausdruck nicht vorliegt, sich rasch eine Uebereinstimmung in den Bezeichnungen erzielen lasse; Jeder ist aber in seiner

Weise bemüht, die Natur möglichst gut zum Ausdruck zu bringen. Und wenn eine strenge Einheit bei allen Autoren hier bestände, so könnte leicht die Freiheit, die in der Natur herrscht und sich schwer in die conventionellen engen Formen zwingen lässt, vergessen werden.

Wenn es schon als schwierig betrachtet werden musste, auch nur einigermaassen im gleichen systematischen Werthe die als Arten, resp. Unterarten bezeichneten Sippen von einander auf Grund der Gleichförmigkeits-Prüfung abzugrenzen, so sind die Schwierigkeiten innerhalb der Gattung und ihrer Abstufungen noch sehr viel grösser, wozu als Beispiel schon die *Vaccinium*-Arten dienen konnten. Wie soll man die Abstufungen verschiedenen verwandtschaftlichen Grades zum Ausdruck bringen, die sich dem scharfsichtigen Untersucher irgend einer grösseren Sippe enthüllen? Welche davon stellen die von einander getrennten Gattungen dar, welche nur die Sectionen einer Gattung? Es ist auch hier wiederum nur möglich, ein durch die Lücken im System von selbst gebotenes Maass, nach der natürlichen Auffassung des Gattungsbegriffes geregelt, durchzuführen und da, wo dieses Maass nicht erreicht ist, den Sectionsbegriff eintreten zu lassen; ist aber das Maass nach der natürlichen Auffassung erfüllt, steht nur noch der Abtrennung der Gattungen von einander als ein sachlicher und formeller Grund entgegen, dass zahlreiche Uebergänge in den gewählten Charakteren der einen oder anderen Artenrotte anhaften, so bleibt immer noch — ähnlich wie beim Artbegriff — die »Untergattung«, das Subgenus, als praktischer und von der Natur gebotener Ausweg übrig.

Eine bedeutungsvolle Regel ist für die Aufstellung der Gattungen schon von P. DE CANDOLLE[1]) angegeben; sie ist in den meisten Ordnungen älterer Bearbeitung durchgeführt und kann, mit Maass und Umsicht in den Naturverhältnissen angewendet, viel Nutzen stiften. Es sollen sich nämlich die Charaktere der einzelnen Gattungen auf Merkmale von unter sich gleichem Werthe stützen; wenn demnach in einer Ordnung ein Merkmal dazu benutzt ist, um eine Reihe von Gattungen abzugrenzen, so muss es auch diese Bedeutung in analogen Fällen beibehalten, indem man aus einer hinsichtlich dieses einen Merkmals ungleichförmigen Gattung diejenigen Arten ausscheidet, welche darin ungleichförmig sind; oder anderseits, wenn man diese in jener Gattung belassen will, muss man den besagten Charakter nicht für eine Stütze generischer Abtrennungen erklären. Entweder also sagt man, der »*Pappus plumosus*« oder »*Pappus pilosus*« (mit welchem Namen der auf dem *Germen inferum* stehende Haarkranz vom morphologischen Range des Kelches, bestehend aus einfachen oder federig zusammengesetzten Haarborsten, bezeichnet wird, siehe Fig. 7, pag. 242) sei schon für sich allein Grund zur Unterscheidung der Gattungen in einzelnen Tribus der Compositen (wie z. B. bei den Distel-Gattungen *Carduus* und *Cirsium*, und alsdann dürfen in dieser Tribus keine Gattungen mit haarigem und federigem Pappus zugleich enthalten sein; oder das letztere ist gestattet, dann ist aber auch der *Pappus plumosus* oder *pilosus* als einzige Gattungsunterscheidung hinfällig. Sehr unrecht würde natürlich eine Uebertreibung dieser Regel sein, derart, dass man die Abtrennungen in der einen Ordnung nach denen einer ganz anderen modelliren wollte: was als Gattungscharakter in der einen von Werth ist, ist es längst nicht überall, und das, was Werth hat, ist in jedem einzelnen Falle zu prüfen.

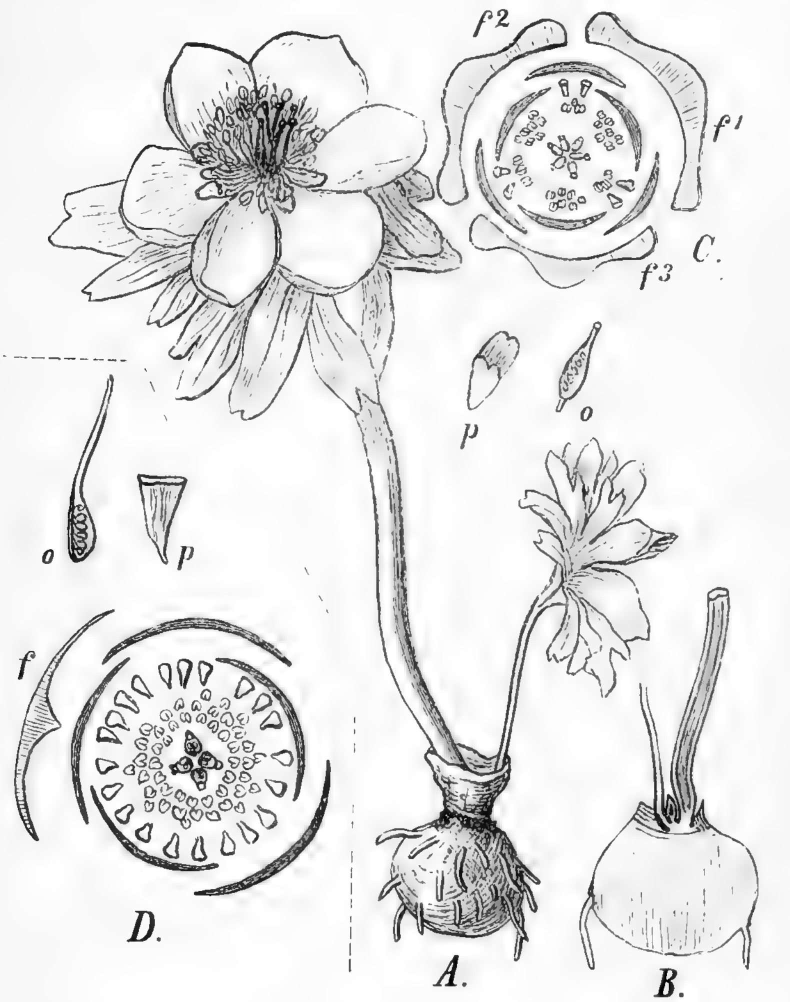
Die Blüthenfarbe ist in den meisten Ordnungen ein Charakter von untergeordnetem Werth; dass gelbe, rothe und weisse Rosen (keine blaue!) untermischt in der Gattung *Rosa* vorkommen, ist nicht befremdend. Dagegen sind die natürlichen Gattungen der *Umbelliferen* und vieler *Cruciferen* fast scharf nach dem Auftreten von weisser oder gelber Blüthenfarbe geschieden.

---

[1]) Théorie élémentaire de la Botanique, pag. 218.

Aber dem oben ausgesprochenen Grundsatze zufolge, dass die Gattungen ebenfalls in der Natur begründet liegen sollen, wird selten überhaupt ein einzelnes Merkmal im Stande sein, Gattungen von einander zu scheiden, wenn auch oft ein hervorragender einzelner Charakter in den kurz gefassten Diagnosen hervortritt.

Es bleibt noch die Frage zu erörtern, von welchen Organen überhaupt die Merkmale zur Unterscheidung von Gattungen herzuholen die Natur der Sache verlangt. In dieser Beziehung steht die systematische Botanik unzweifelhaft auf einem unnatürlichen Standpunkte, wenn sie im Anschluss an den Gebrauch LINNÉ's den Blüthen- oder Fruchtmerkmalen ausschliesslich Werth zur generischen Unterscheidung beilegt. Im Allgemeinen sind zwar die Erfahrungen, dass in ihnen die grösseste Constanz, also das grösste Maass der Vererbungsnothwendigkeit und die Hauptmasse der in langen Generationen erworbenen Eigenschaften enthalten sei, vollkommen unanfechtbar, und sie sind auch kürzlich von NÄGELI[1]) theoretisch erörtert und erklärlich gefunden. Es ist deswegen von vornherein richtig, ihnen den Hauptwerth für die Ordnungen zuzuerkennen. Ob die leichteren, vielfach auch erst mit grosser Mühe gesuchten Blüthencharaktere zur Unterscheidung der Gattungen an sich höheren Ranges sind als andere Merkmale in der Sprossfolge und Biologie der Vegetationsorgane, ist sehr unwahrscheinlich; dass man letzteren im vorigen Jahrhundert noch keinen grossen Werth beilegen konnte, ist auf den damaligen Zustand der höheren Morphologie zurückzuführen: man konnte vielfach die Unterschiede, welche man sah, nicht richtig ausdrücken, und bediente sich zu ihrer Schilderung einiger Umschreibungen im »Habitus«. Gegenwärtig ist das ganz anders geworden, und es können unzweifel-



(B. 512.) Fig. 14.

A—C *Eranthis hiemalis:* A blühende Pflanze in nat. Grösse; B die Knolle mit dem hohlen Blüthenstengel und dem Blattstiel im Längsschnitt, zwischen beiden die Knospe für das nächste Jahr. C das Diagramm der Blüthe mit den drei den Kelch ersetzenden Involucralblättern f^1—f^3, vor jedem der äusseren Corollenblätter je zwei petaloide Nectarien (umgewandelte Staminodien), deren eins unter p etwas vergrössert dargestellt ist; im Centrum die Ovarien $G\,3+3$, deren eins o im vergrösserten Längsschnitt zeigt. — D Diagramm der Blüthe von *Helleborus caucasicus* mit dem Laub-Vorblatt f über dem dritten Sepalum, auf die 5 spiralig gestellten Kelchblätter folgt sogleich ein Kranz petaloider Nectarien, deren eins in p neben einem einzelnen Ovarium o im Längsschnitt dargestellt ist.

[1]) Theorie d. Abstammungslehre, pag. 515.

haft die in der »Morphologie« (Bd. I., pag. 639—646 und pag. 661—668) genannten Merkmale zur Unterscheidung von Gattungen verwendet werden, mit oder ohne gleichzeitige Blüthenmerkmale.

In der Regel werden zwar, weil ja überhaupt natürliche Gattungen sich in allen Organen in geringfügigerem Maasse zu unterscheiden pflegen, vegetative und reproductive Unterschiede sich decken. So kommt es, dass viele natürliche Gattungen nur einen schwachen Charakter im formellen Ausdruck des Systems besitzen, weil man dem angegebenen Principe folgend die minder stark ausgeprägte Eigenartigkeit der Blüthe in den Büchern betont und erst in der ausführlicheren Beschreibung die stärkere Eigenthümlichkeit der Vegetationsorgane hinzufügt.

Es diene als Beispiel die nebenstehend (Figur 14) abgebildete Pflanze der mitteleuropäischen Flora, welche LINNÉ zu der anderweit wohlbekannten Gattung *Helleborus* der Ranunculaceen zählte und sie demnach als wohlumgrenzte Art *H. hiemalis* nannte. Unzweifelhaft ist der abweichende »Habitus« die erste Veranlassung zu ihrer Abtrennung gewesen, welche SALISBURY vollzog, indem er auf sie die Gattung *Eranthis* begründete. Es wird nun in den beschreibenden Büchern angegeben: *Eranthis* unterscheidet sich von *Helleborus* sehr deutlich durch die abfällige Blüthe und die langgestielten Balgkapseln, in welchen die Samen in eine einfache und nicht in eine Doppelreihe gestellt sind. Erst in den Speciesbeschreibungen ist von der Knolle, welche einen einblüthigen Schaft und Hüllblätter unter der Blüthe trägt, die Rede. Es würde nun zwar ein ungerechtfertigter Tadel sein, wollte man die genannten Gattungsmerkmale deswegen verwerfen, weil man von ihnen zur Blüthezeit nichts bemerken kann; die Gattungen werden zunächst nicht zum Zweck der Leichtigkeit des Bestimmens gemacht, wie man zuweilen wohl verlangt. Aber ihr Werth ist nicht gross und beschränkt sich eigentlich auf die Kapselstiele, da die einfache oder doppelte Reihe der Samen nur ein Scheinunterschied sein kann, weil an jeder Placenta eines »*Folliculus*« die Samen an den beiden verwachsenen Nähten stehen müssen. Eher scheint das in Fig. 14 ebenfalls gezeichnete Diagramm Unterschiede zu bieten, indem *Eranthis* eine scharf trimere Blüthe darstellt und die den Kelch ersetzenden Involucralblätter diese Trimerie beginnen, fortgesetzt in den Petalen und den Nectarien (Vergl. das auf pag. 247—249 gesagte!); auch scheint *Helleborus* im Gegensatz zu *Eranthis* einen wirklichen, fünfblättrigen Kelch zu besitzen, und keine ächte Corolle sondern an deren Stelle nur Nectarien, so dass *Helleborus* eher mit *Paeonia* als mit *Eranthis* verwandt auftreten würde. Aber auch davon abgesehen bedarf die Gattungsunterscheidung von *Helleborus* und *Eranthis* der Blüthenmerkmale überhaupt nicht, da alle *Eranthis*-Arten, auch die ostasiatischen *E. sibirica, uncinata* und *stellata* vom unteren Amur dasselbe biologische Verhalten und denselben Aufbau der ganzen Pflanze zeigen, stets abweichend von *Helleborus*: die Knolle producirt den mit der einzelnen Blüthe abschliessenden Stengel, dessen tief gespaltene Bracteen unmittelbar unter der Blüthe zu einem Quirl angeordnet sind; tief unten am Grunde des Stengels entspringt aus scheidenförmiger Basis ein oberirdisch neben dem Blüthenstengel sich erhebendes schildförmig gestieltes in drei Theile bis zum Blattstiel gespaltenes und ausserdem noch zerschlitztes Blatt, welches die für das nächste Jahr bestimmte Stengelknospe mit Blüthe als Axillarknospe unterirdisch anlegt und im nächsten Vegetationsjahr, wo es selbst abgestorben ist, zur Entwicklung kommen lässt. Nachdem die rasche Vegetationsentwicklung vollzogen ist, schlummert die Pflanze während eines langen Theiles der Vegetationsperiode als unterirdische Knolle. — Wer beweisst, dass diese Merkmale des Aufbaus leichterer Art, minder nothwendig vererbbar seien, als die Kapselstiele oder die Modification im Perianthium?

Noch ein anderes Beispiel aus den Ranunculaceen-Gattungen möchte ich anführen: Die Mehrzahl der Floristen erkennen die Section *Hepatica* der grösseren Gattung *Anemone* nicht als selbständige Gattung an, bezeichnen also das »Märzblümchen« als *Anemone Hepatica* und nicht als *Hepatica triloba*. Thatsächlich lassen sich in den Blüthen selbst keine wesentlichen Unterschiede auffinden, und dass *Hepatica* hart unter der Blüthe ein (der Blüthenbildung von *Eranthis* vergleichbares) Involucrum aus drei kleinen grünen Blättchen besitzt (s. Figur 11 auf pag. 247) während die Anemonen drei gequirlte grosse Laubblätter mit fiederiger Zertheilung haben, liess

man nicht gern als Gattungsunterschied gelten. Trotzdem ist wohl noch nie eine *Hepatica* mit einer *Anemone* verwechselt, wenn man sich auch nur an die Blüthenfarbe und an die Blattform gehalten hat. Ein wirklich wesentlicher Unterschied liegt aber im Aufbau der ganzen Pflanze: Die ächten Arten von *Anemone* (z. B. *A. nemorosa, ranunculoides)* blühen einachsig und besitzen ein unterirdisch fortkriechendes Rhizom von dem in der »Morphologie«, Figur 8,[1]) gezeichneten Typus; in jedem Jahre entwickelt sich ein beblätterter Blüthenstengel an jeder Rhizomspitze und ein Wurzelblatt. Ganz anders bei *Hepatica*: Das aufrechte kurze Rhizom entwickelt monopodial eine grosse Blätterfülle in spiraliger Anordnung; im Frühjahr bemerkt man die Blüthenschäfte in unbestimmter Anzahl in den Achseln von schuppigen Niederblättern, wo sie im Vorjahre angelegt waren; frische Blätter sind noch nicht vorhanden ausser den Hüllblättchen unter der Blüthe; gegen Ende der Blüthezeit entwickelt die Rhizomspitze einen neuen Vorrath junger Blätter über den blüthentragenden Niederblättchen. Hat dieser Charakter nicht denselben Werth wie die Ausbildung von Blüthenmodificationen? Unzweifelhaft, und nur der eine Grund, dass auch *Anemone narcissiflora*[2]) ihre Blüthen erst an den Sprossen zweiter Ordnung, seitlich aus der bodenständigen Laubrosette entsprungen, trägt, erlaubt unter solchen Umständen überhaupt noch das Zusammenbleiben von *Hepatica* mit *Anemone* in einer Gattung. Doch erscheint es auch in diesem Falle immer besser, eine natürliche Gattungstrennung vorzunehmen und *Anemone narcissiflora* als eigene Section unter *Anemone*, den Uebergang zu *Hepatica* vermittelnd, hintanzustellen.

Diese Beispiele sollten nur an der Hand einzelner Thatsachen zeigen, dass keine Berechtigung dafür vorliegt, die Gattungsmerkmale aus der sexuellen Reproduction oder der Blüthenmorphologie nothwendig allein herzuholen, sondern es sind die grundlegenden Verschiedenheiten im Aufbau des ganzen vegetativen Körpers, und andere biologische Eigenthümlichkeiten bei den tropischen Pflanzen, welche der mit diesem Theile der Flora noch weniger vertrauten Wissenschaft bisher überhaupt entgangen sind, diesen als gleichwerthig für die Abtrennung der Gattungen zu betrachten.

Was über den Werth dieser Charaktere zur Abtrennung von Gattungen überhaupt gesagt wurde, gilt natürlich auch hinsichtlich des Werthes, den sie zur Aneinanderreihung verschiedener Gattungen hinsichtlich ihrer natürlichen Verwandtschaft haben sollen, also zur Bildung von Gattungsgruppen aufwärts im System. In manchen Ordnungen ist dies schon an richtiger Stelle angewendet, in anderen Ordnungen steht man gegenwärtig vor der Frage, ob einzelne streng durchgeführte Blüthencharaktere oder die Sprossfolge den höheren Werth für Erkennung der verwandtschaftlichen Beziehungen besitzen, sofern nämlich die Anordnung im einen oder anderen Sinne ein verschiedenes Resultat geben. So ist es bei den Orchideen, wo die zumal von LINDLEY auf das sorgfältigste ausgearbeitete und noch jetzt ziemlich unverändert beibehaltene systematische Anordnung den Bau der Sexualorgane, insbesondere den Bau der Pollenmassen in der Anthere, benutzt; ganz unabhängig davon lässt sich eine Eintheilung nach dem Aufbau gewinnen,[3]) welche, auch wenn sie zunächst nur eine morphologische Specialstudie sein soll, doch eine Prüfung für die Richtigkeit der bisherigen Aneinanderreihung von Gattungen zu Gruppen höheren Ranges nothwendig macht; der Aufbau der blühenden Stengel ist nämlich entweder monopodial oder sympodial; die sympodialen Stengel haben entweder eine endständige Inflorescenz, oder ihr Wachsthum erlischt mit einer meist bestimmten Zahl von Blättern und die Inflorescenzen treten in den Achseln der Reihenfolge nach bestimmter Blätter

[1]) In Band I des Handbuches, pag. 641.

[2]) Vergl. WYDLER in Flora, Regensburg 1859, pag. 260.

[3]) PFITZER, Die Morphologie der Orchideen; Heidelberg 1882.

seitlich auf. Dieses sehr einfache morphologische System entwickelt in seinen weiteren Ausarbeitungen viel natürliche Einzelgruppen, welche mit dem Blüthenbau in Combination gebracht ein harmonisches Resultat geben zu können scheinen.

Was hier von der äusseren Morphologie der Vegetationsorgane gesagt ist, gilt natürlich auch, mit gewissen Einschränkungen hinsichtlich der Verwendung am rechten Platz, von ihrer vergleichenden Anatomie, soweit diese nicht die dem physiologischen Experiment unterworfenen und also leichter veränderlichen Eigenschaften betrifft. Für die Mitwirkung der Anatomie zu dem gemeinsamen Zweck der Verwandtschaftsbestimmung ist neuerdings besonders RADLKOFER eingetreten.[1])

Der Ordnungsbegriff. — Die »*Ordines naturales*« oder, wie man sich in neuerer Zeit vielfach auszudrücken pflegt, die »Familien« der Pflanzen bilden innerhalb der grossen Entwicklungsreiche *(Regiones)*, welche sich aus der vergleichenden Anatomie der Vegetations- und Reproductionsorgane in grosser Uebereinstimmung ergeben, die natürlichsten Sippen tieferen Ranges, zugleich von besonderer Bedeutung für die Phytographie. Soll die Mannigfaltigkeit des Pflanzenreichs in grösster Präcision, aber nicht in eingehender Ausführlichkeit besprochen werden, so führt man die Ordnungen auf; um eine Pflanze oberflächlich hinsichtlich ihrer Eigenschaften zu kennzeichnen, giebt man die Ordnung an, zu der sie gehört; die Kenntniss ihres vollen Gattungs- und Artnamens ist nichts werth ohne die Kenntniss ihrer Ordnung, wodurch zugleich der grössere Verwandtschaftskreis angegeben wird, dem sie sich anzuschliessen hat.

Die Bande, welche diese Verwandtschaftskreise zusammenhalten, sind schon lockererer Art, abgeleitet aus den in ihrer Bedeutung innerhalb der feststehenden Klassen der Gymnospermen, Dikotylen und Monokotylen als schwerwiegend und am wenigsten veränderlich erkannten Merkmalen.

Sie liegen daher fast immer für die erste Instanz in dem Aufbau der Blüthe und Frucht; ausserdem aber haften manchen Ordnungen nicht selten gewisse morphologische Gemeinsamkeiten der Vegetationsorgane so sehr an, dass dieselben mit zu ihren auffälligsten Merkmalen gehören. Obgleich z. B. der Unterschied zwischen Holzgewächsen und Kräutern an sich nie fähig ist, Ordnungen zu unterscheiden, sind doch alle Orchideen Kräuter, oft von grossen Dimensionen, während alle Palmen und Pandaneen zur Holzstammbildung hinneigen und nur in geringfügigen Ausnahmen nichts davon zeigen. Anatomische Merkmale, die mit phytochemischen in Verbindung stehen, wie der Besitz ätherisches Oel secernirender Lücken und Gänge, von Harzgängen und von Milchsaftzellen oder -Gefässen, haben oft eine so bedeutende Constanz innerhalb einer aus Blüthenmerkmalen für natürlich anerkannten Sippe vom Ordnungsrang, dass man in einzelnen zweifelhaften Fällen auf sie zurückgreifen kann und dass der Ordnungscharakter durch sie verstärkt wird. Die Biologie pflegt nur dann eine gleichförmige in einer Ordnung zu sein, wenn sich dieselbe in einem oder in mehreren gleichartigen Florenreichen entwickelt hat und, soweit man es beurtheilen kann, von jüngerem geologischen Alter ist.

Wenn demnach auch der Begriff der Ordnung zunächst wieder ein natürlicher ist, wie die Beispiele: Gräser, Binsen, Palmen, Doldengewächse zeigen, so kann doch über den Umfang einer Ordnung und über die Zugehörigkeit fraglicher

---

[1]) Ueber die Methoden in der botanischen Systematik, insbesondere die anatomische Methode. Festrede, München 1883.

Gattungen zu dieser oder jener nicht mehr das Naturgefühl sondern nur die wirkliche Formenkenntniss sich ausfinden; entscheidend ist ja auch bei den Sippen niederen Ranges die letztere. Daher, weil die Charaktere zu prüfen sind, und weil diese Charaktere in einer mannigfaltigen Ausprägung auch auf verschiedenem Wege, nämlich aus ähnlichen Stammformen an getrennten Orten (in getrennten Florenreichen), zu Stande gekommen sein können, ist oben zugegeben, dass der hier ausgesprochenen Meinung zu Folge sehr wohl polyphyletische Ordnungen im System von trotzdem sehr gut abgegrenztem Charakter vorhanden sein können. Wenn wirklich einmal von einer solchen die Ungleichartigkeit der Abstammung ihrer verschiedenen Theile bewiesen wäre, so würde es nicht immer Grund sein, diese Ordnung nach Ursprungsstämmen in eine Reihe von Parallelordnungen aufzulösen; erstens könnte es dem systematisch gefassten Begriff der Ordnung widersprechen, und zweitens würde man nicht wissen, wie viele andere unerkannt gebliebene polyphyletische Ordnungen noch im System verborgen geblieben sind. Es ist dies eine natürliche Consequenz der oben auseinander gesetzten Principien für den morphologischen Aufbau des Systems, weil uns die Kenntniss der phylogenetischen Verkettung meistens abgeht.

Die Charaktere, welche allen Gliedern einer natürlich gestalteten Ordnung ohne Ausnahme gemeinsam sind und zugleich allen Gliedern der verwandten Ordnungen fehlen, sind meistens nicht mehr sehr zahlreich und können sich schliesslich auf einen einzigen beschränken, welcher dann als sogenannter »*character diagnosticus*« gilt. Dieser letztere soll kein phytographischer Kunstgriff sondern eine der Natur abgelauschte Thatsache sein, sonst wäre die Ordnung unnatürlich begründet. An diesen wenigen Merkmalen festhaltend sind die Tribus und Gattungen der *Ordines naturales* so zu sagen die verschiedensten Variationen derselben Hauptmelodie. Doch ist gerade für den Ordnungsbegriff die Methode der natürlichen Systematik, zusammenfassend zu arbeiten und sich nicht auf ein einziges Merkmal ausschliesslich zu versteifen, vom durchschlagendsten Erfolg. — Die Palmen sind z. B. doch gewiss eine natürliche Ordnung; jeder erkennt sie, fast immer werden ihre Grenzen gleichmässig sicher gezogen, selbst ein wenig bewanderter Botaniker glaubt vielleicht eine ganze Reihe ihr ausschliesslich zukommender Merkmale nennen zu können. Aber es sind an sich nicht sehr viele allgemeine Eigenthümlichkeiten der Palmen: die merkwürdige Blattbildung, wo meistens in den Hauptnerven ein Zerreissen stattfindet, ist ebenso bei *Carludovica*, die unzweifelhaft zu einer anderen Ordnung gehört; die Anordnung der wichtigen Inflorescenz ist ebenso bei *Pandanus*, bei *Carludovica* und Araceen; der Blüthenbau im Allgemeinen ist bei der Mehrzahl der actinomorphen Monokotylen so, speciell bei Liliaceen, wo auch fleischig-saftige Blumen häufig sind; die Trennung der Geschlechter ist nicht einmal allen Palmen gemeinsam. Der Fruchtknoten nach der Formel G(3) bietet mit der geringen Zahl je einer Samenknospe in jedem Fach das beste Merkmal; denn er schliesst die Mehrzahl der Monokotylen aus und führt am ersten zur Vergleichung von Juncaceen oder, wenn von den drei Samenknospen schon in der Blüthe zwei abortirt sind, zu der von Cyperaceen und Gräsern. Von diesen unterscheidet aber der innere Bau des Samens und die Keimung die Palmen ohne Schwierigkeit.

Um das Gesagte zu verallgemeinern, können wir uns in Formeln ausdrücken: eine Ordnung A zeige in der Hauptmasse ihrer Glieder eine Zahl wichtiger Eigenthümlichkeiten, bezeichnet durch die Zahlenreihe 1—20; dem einen oder anderen Gliede fehlen einige dieser Eigenthümlichkeiten, dem einen Nr. 5, dem

andern Nr. 7, dem dritten Nr. 8 und 13, dem vierten Nr. 4, 12 und 17, dem fünften Nr. 11 und 19 u. s. w., während vielleicht die Charaktere Nr. 2 und Nr. 10 ohne Ausnahme bei allen Gliedern der Ordnung sich finden. Von diesen Charakteren findet sich aber vielleicht der eine, Nr. 2, auch in allen Gliedern einer anderen Ordnung B, und der andere, Nr. 10, auch in einigen Gliedern einer dritten Ordnung C; diese Ordnungen zeigen aber nichts von den weniger allgemeinen Charakteren der ersten Ordnung A Nr. 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11 u. s. w., oder sie haben auch wohl den einen oder anderen (z. B. Nr. 4 und Nr 17) mit der Ordnung A gemeinsam, nicht aber die übrigen. Es ergiebt sich also, dass eigentlich kein einziger ausnahmsloser *Character diagnosticus* aufzufinden ist, und dennoch ist die Ordnung A natürlich; worin besteht nun ihr Charakter? In der Gesammtheit der Merkmale Nr. 1 bis 20, von denen bald der eine, bald der andere fehlen oder durch neue Modifikationen im Bau der Organe ersetzt sein darf; es giebt ausser in dieser Ordnung keine anderen Pflanzen, welche neben den zwei stets vorhandenen Charakteren Nr. 2 und Nr. 10 auch nur zugleich noch etwa zehn andere jener Gesammtheit von Merkmalen besässen. — So zeigen sich die Ordnungen in »natürlichem System«; aber in der Phytographie, wo Schärfe der Diagnose gewünscht wird, lassen sie sich oft nicht diesem Wunsche entsprechend darstellen.

Die oben ausführlich betrachteten Ranunculaceen (pag. 249) können zur Erläuterung des Gesagten dienen. Die meisten systematischen Handbücher, welche für die Ordnung einen Charakter zu geben veranlasst sind, halten sich hauptsächlich an die höchst entwickelten »Typen« derselben *Ranunculus* und *Adonis* und entwerfen die Merkmale der Ordnung etwa in folgender Weise: *Flores actinomorphi spiroidei; Sepala* 4—5; *petala* 4—5. *Stamina hypogyna* ∞, *antheris extrorsis. Ovaria* 3—∞ *apocarpa*, 1—*pluriovulata; fructus: achaenia vel folliculi; semen albuminosum, embryone microblasto. Herbae foliis alternis vaginantibus.* Nun folgt aber die Aufzählung der wichtigsten Abweichungen:

Delphinium und *Aconitum: Flores zygomorphi.*

Die grössere Zahl der Gattungen: *Calyx nullus vel bracteis substitutus.*

(Bei den jetzigen Autoren werden diese Gattungen als mit Kelch versehen, aber ohne entwickelte Corolle bezeichnet.)

Trollius: Petala ∞

Anemone, *Eranthis* u. a.: *Petala* 3+3 *per cyclos* 2 *disposita.*

Myosurus: Stamina 5.

Actinospora: Antherae introrsae.

Nigella: Ovaria 5 *syncarpa*; *fructus capsularis.*

Actaea: Ovarium solitarium. Fructus: bacca.

Clematis: Suffrutices foliis opposito — decussatis.

Es sind also bei allen Gattungen vertreten nur folgende Merkmale: Der spiroidische Bau zum Theil, da alle Gattungen ihn entweder in den Petalen oder in den Staminen oder in den Ovarien zeigen, wenn er nicht in mehreren dieser Organklassen gleichzeitig zur Schau getragen wird; der spiroidische Bau ist noch bei einer nicht sehr grossen Reihe anderer Ordnungen ebenfalls vertreten. Ferner die hypogyne Insertion von Kelch, Corolle und Staminen, die ausserdem noch bei einer grossen Zahl von Ordnungen sich constant findet. Endlich ist noch bei allen Gattungen ziemlich unverändert der Samenbau, der aber keine erheblichen Auffälligkeiten einer grossen Zahl anderer Ordnungen gegenüber zeigt. Alle andern genannten Charaktere sind bei einer grösseren oder geringeren Zahl von Gattungen mit Ausnahmen behaftet. Und dennoch ist die Ordnung der Ranunculaceen eine sehr natürliche; die Systematik verlangt nur, dass man sich in jede Ordnung hineindenkt, sie aus sich selbst heraus verstehen lernt und dadurch den Grundton herausfindet, dessen Modulationen die einzelnen Tribus und Gattungen darstellen. Bei den Ranunculaceen liegt der Grundton im spiroidischen Bau mit der Tendenz zu polycyklischem Andröceum, oft auch polycyklischem Gynäceum, alles hypogyn inserirt: dieses findet

sich schon selten im Reich der Dikotylen beisammen. Nun kommt dazu die Uebergangsbildung von fruchtbaren Staminen zu Nectarien und voll entwickelten Petalen, welche oben (pag. 249) besprochen wurde; sie lässt sich nur bedingungsweise im Ordnungscharakter wegen ihrer zu starken Variabilität ausdrücken, ist aber gleichwohl ein starker Grundzug zu ihm. Damit geht die geringe Entwicklung des Kelches Hand in Hand, welche wiederum die Ranunculaceen vor allen verwandten Ordnungen auszeichnet. Das sind die der Natur abgelauschten natürlichen Charakterzüge der Ranunculaceen, die sich vom Phytographen nur schwer in knappe Formen einkleiden lassen.

Dass die Ordnungen etwas wirklich Verschiedenes sind und jede als eigenes Object studirt sein wollen, zeigt sich am deutlichsten darin, dass ein Charakter von grossem Werth in der einen Ordnung darum noch nicht einen solchen in einer andern Ordnung zu besitzen braucht. So z. B. die Verwachsung der Corolle, welche in vielen dikotylen Ordnungen ein Merkmal ersten Ranges ist (z. B. Labiatifloren und Verwandte), während sie in anderen nur Unterordnungen trennt (z. B. in den Ericaceen die Pyrolaceen, Monotropeen), oder gar zuweilen als Gattungseigenthümlichkeit auftritt (*Correa* unter den choripetalen Diosmeen); bei den Monokotylen gar ist die Corollenverwachsung überhaupt nicht ein Merkmal ersten Ranges und geht z. B. in der Gruppe der *Lilianthae* (bei Liliaceen, Smilaceen etc.) bunt durcheinander.

Während nun also in alten Zeiten die Systematik, welche mit Rücksicht auf ihre damalige Methode die »künstliche« genannt wird, zumal ein Zusammenstellen der Gruppen höheren Ranges nach treffenden Eintheilungsgründen suchte, um die Pflanzenwelt in schablonenmässige Rubriken zu bringen, in denen sie auch um so leichter und sicherer wieder aufgefunden werden konnten, sucht die »natürliche« Systematik der Gegenwart den Zusammenhang in der genetischen Entwicklung und nimmt die Natur so wie sie ist. Jndem nun in dieser Ordnung der eine, in jener ein ganz anderer Grundton herrscht, kann von einem obersten Eintheilungsprincip aller Ordnungen überhaupt keine Rede sein, sondern nur von einem Anwenden der für jede einzelne Ordnung als richtig erkannten Behandlungsweise. Nach künstlichen Methoden kann man daher leicht die in schablonenmässige Rubriken zusammengestellten Gattungen und Arten »bestimmen«; nur nach der natürlichen Methode kann man die Natur kennen lernen, was besonders für die mit der Bezeichnung »*Ordines naturales*« bezeichneten Sippen höheren Ranges gilt. —

Sowohl für die in eine solche Ordnung hineingehörenden Formenkreise als auch besonders für die Verbindung der nächst verwandten Ordnungen zu Klassen und dieser wiederum zu Abtheilungen besteht als Hauptanstoss für einen raschen und sicheren Fortschritt die Verwechslung von »Aehnlichkeit repräsentativer Art« und wirklicher »Verwandtschaft«, auch wenn letztere nur im morphologisch-phylogenetischen Sinne gemeint ist. Ein Beispiel wird sogleich zeigen, worauf es ankommt: Die Ranunculaceen haben *Ovaria* ∞ *apocarpa*, die Alismaceen ebenso; die eine Ordnung ist dikotyl, die andere monokotyl, das hindert aber nicht die grösste äusserliche Aehnlichkeit zwischen *Ranunculus Flammula* und *Alisma ranunculoides* im Fruchtzustande, wo Kelch und Corolle abgefallen sind. In diesem Falle kann nun ein wirklicher Irrthum nicht entstehen, weil die verschiedene Structur des Samens und Embryos allein schon die grosse Differenz zeigt; wir können uns figürlich etwa so ausdrücken, dass die Anordnung der Ovarien bei den Ranunculaceen im monokotylen Reiche durch die Alismaceen »repräsentirt« wird; eine Verwandtschaft beider darf sich nie darauf begründen. Wenn nun aber in solchen Gruppen derselben Reiche, wo die Möglichkeit

einer wirklichen Verwandtschaft nicht ausgeschlossen ist, eine derartige repräsentative Aehnlichkeit vorliegt, so ist eine Verwechslung mit wirklicher Verwandtschaft sehr leicht. So ist es z. B. mit der in ihrer systematischen Stellung vielfach discutirten *Parnassia* gegangen, welche von REICHENBACH in seinem System mit *Swertia* verglichen und daher zu den Gentianaceen gebracht wurde. Die Möglichkeit dieser Verwandtschaft wäre an sich nicht zu leugnen, da so vielfach die choripetalen Ordnungen mit gamopetalen zusammenhängen; aber bei näherem Eingehen auf den Bau beider zeigt es sich doch, dass der Wuchs und die Form der Blume bei beiden nur repräsentativ ähnlich sein kann, schon weil die Staminodien von *Parnassia* einen ganz anderen Rang einnehmen als die Drüsen auf dem Discus von *Swertia*. Die Vergleichung nicht der allein stehenden, sondern der mit einem grösseren Formenkreise zusammenhängenden Gattungen und Ordnungen hat in solchen wichtigen Fragen zu entscheiden und zeigt zugleich, in welcher Weise die Sippen höheren Ranges im natürlichen System combinirt werden.

II. Abschnitt.

Hülfsmittel und Methoden der Phytographie.

Verhältniss der Phytographie zur natürlichen Systematik. — Es wird aus dem im ersten Abschnitt dieses systematischen Theiles Gesagten genugsam hervorgegangen sein, dass gerade die Systematik mehr als andere Theile der organischen Naturforschung auf grosse Schwierigkeiten stösst, ihre gewonnenen Beobachtungen in formell befriedigender Weise in die Annalen der Wissenschaft einzureihen und dadurch einen ebenso dauernden als leichten Fortschritt zu sichern. Die Schwierigkeiten beginnen damit, die natürliche Verwandtschaft der grösseren Sippen bald als eine wirklich phylogenetische, bald nur als eine morphologisch durch gleiche Entwicklungsstufen von verschiedenem Ursprunge dargestellte betrachten zu müssen; sie fahren in der Umgrenzung der Sippen verschiedenen Grades fort und häufen sich vielleicht am meisten in dem Formenkreise polymorpher Arten, weil hier die Gefahr naheliegt, dass der einzelne Beobachter alle seine Wahrnehmungen über noch so geringe Verschiedenheiten, die vielleicht ein Anderer Mühe hat, ebenso zu beobachten und seine Anschauungen mit denen des früheren Beobachters zu adjustiren, trotz der in mancher Beziehung unfruchtbaren Mühe auf das sorgfältigste und weitläufigste beschreibt, weil er sich damit ja nicht vom Boden der reellen Grundlage entfernt. Auf diesem Gebiete lässt sich die eigentliche Forschung in der natürlichen Systematik so wenig von ihrer methodischen Darstellung trennen, dass in § 2 des ersten Abschnitts bei Besprechung des Werthes der Art-, Gattungs-, Ordnungs-Sippen unaufhörlich auch auf die formelle Abgrenzung solcher natürlicher Complexe eingegangen werden musste, so dass dort neben den Principien der Systematik zugleich auch schon die Phytographie in ihrer natürlichen Grundlage besprochen wurde. Die grösste Schwierigkeit aber besteht noch in der Anordnung derjenigen Sippen, welche man als durch phylogenetische oder morphologische Verwandtschaft zusammenhängend erkannt hat; diese Anordnung sollte sich, um naturwahr zu sein, in vielfachen Verkettungen bewegen, kann aber gemäss der menschlichen Aufzählungsmethode nur in einer Reihe dargestellt werden, sobald wir das ganze Pflanzenreich in eine zusammenhängend systema-

tische Darstellung hineinbringen wollen. Es zeigt sich daher fast in keinem Theile der Naturforschung so sehr als in diesem, dass unser Wissen viel weiter reicht und reichen kann als die Form unserer wissenschaftlichen Darstellung.

Diese Form muss auch zugleich kurz und klar sein; um zu zeigen, dass eine Sippe A mit einer anderen Sippe B verwandtschaftlich zusammenhängt, ist es unnöthig, in die Beweisführung diejenigen Stücke aufzunehmen, die ebenso auch alle möglichen übrigen Sippen C, D, E . . . angehen; das Anführen unnöthiger Dinge erschwert den Ueberblick und bringt die Gefahr mit sich, missverstanden zu werden. Auch ist zu bedenken, dass die Zahl der Pflanzensippen hohen und niedern Ranges (Arten) eine sehr grosse ist und dass schon rein äusserliche Gründe dazu zwingen, jede Unklarheit und Breite im Ausdruck zu vermeiden und darnach zu streben, eine naturwahre Mittheilung langer Beobachtungsreihen in der grössten Kürze und klarsten Form in die Wissenschaft einzuführen.

So hat sich ein besonderer, für die Praxis in der Wissenschaft selbst sorgender Zweig in der Botanik, die Phytographie herausgebildet. Dieselbe stellt das ganze natürliche System in allen seinen Sippen oder bei kürzeren Darstellungen nur in den Sippen vom höchsten und höheren Range dar, oder sie greift einzelne Stücke aus ihm heraus und liefert für diese eine um so vollendetere Darstellung (»systematische oder floristische Monographien«), stets bestrebt, die morphologische Stellung, welche eine Sippe im Vergleich mit ihren nächstverwandten Sippen desselben Ranges einnimmt, in kürzester Weise durch Coordinirung und Subordinirung unter Hervorhebung der für sie charakteristischen Merkmale anzugeben. Beschränkt man sich dabei auf die wenigen Merkmale, welche auffällig genug eine bestimmte Sippe von ihren verwandten Ranggenossen abheben, so entsteht die botanische Diagnose; greift man weiter und führt in einer meistens methodisch festgestellten Reihenfolge die morphologische Gestaltung aller jener Organe an, welche in erster Linie bestimmend auf den Platz einer Sippe im natürlichen System einwirken, so entsteht die kurze oder ausführliche Beschreibung; zu ihr gehört die Heimatsangabe als ein Charakter, der durch die Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreiches mit dem morphologischen Begriffe einer fest umgrenzten Sippe unverbrüchlich zusammenhängt.

Mag man Diagnosen oder Beschreibungen verfertigen, die Ausdrücke für die einzelnen Organe, ihre Theile und morphologischen Charaktere müssen unzweideutig sein, und um mit dieser Klarheit die Kürze des Ausdrucks verbinden zu können, hat die Botanik seit lange eine eigene Terminologie geschaffen, welche in der »Morphologie« (Band I) daher auch stets am zugehörigen Orte angeführt ist. Um endlich die klar erkannten Sippen verschiedenen Ranges sehr kurz und womöglich unzweideutig so zu bezeichnen, dass die Forschung mit ihnen wie mit bekannten Einheiten oder Sammelbegriffen vorgehen kann, ist eine bestimmte Nomenclatur entstanden, dieselbe, welche auch in dieser Abhandlung schon hundertfältig zum Ausdruck kam, wenn nur das geringste Beispiel erläutert werden sollte und auf einzelne Pflanzen hingewiesen werden musste.

Während also die »natürliche Systematik« einer der höchsten Forschungszweige in der Botanik mit klar ausgesprochenen wissenschaftlichen Zielen ist, bildet die »Phytographie« die praktische Ausführung des Systems in wissenschaftlicher Darstellung. Die Phytographie kann daher keine andere Richtschnur haben als die, sich streng an die wissenschaftliche Morphologie und Systematik so zu halten, dass ihre formelle Darstellung möglichst rein dem in diesen botanischen Disciplinen gewonnenen

Standpunkte entspricht und dabei für die wissenschaftliche Praxis sorgt.

ALPHONS DE CANDOLLE hat der Methode der Phytographie ein eigenes Werk gewidmet, »*La Phytographie ou l'art de décrire les végétaux*« (Paris 1880), welches die Beschreibung in allen Hinsichten von Formalitäten kritisch untersucht und die Hülfsmittel dazu, besonders auch die Herbarien zusammenstellt.

Zur Geschichte der Phytographie und Systemdarstellung. — Die Wichtigkeit, welche dieser beschreibende Theil der Botanik von jeher gehabt hat, weil nur durch ihn die Forschungsresultate des einen auch dem andern zugänglich gemacht werden konnten, hat von jeher auch für eine hohe Ausbildung desselben gesorgt. Ja in den alten Zeiten der botanischen Systematik ist er eigentlich ganz allein vorhanden gewesen; denn es fehlte eine klare Erkenntniss des Begriffes der natürlichen Verwandtschaft, und wo sie vielleicht vorhanden war, wurde sie nicht zur Richtschnur der systematischen Gruppenbildung genommen. Man verfolgte vielmehr den ausschliesslichen Zweck, die Kenntniss von Arten oder von Arten und Gattungen zu erzielen, und zwar deren Kenntniss als einzeln neben einander existirender, nicht als in natürlichen Verkettungen mit einander verbundener Gruppen. Es ist ja auch schon oben erwähnt (pag. 254), dass eine grosse Mehrzahl der alten Systematiker nur den Artbegriff für in der Natur begründet erklärte und alle Sippen höheren Ranges als durch menschliche Kunst zum Zwecke des leichteren Eintheilens und Bestimmens eingesetzt ansah. Somit war damals vollendete Kenntniss der Species Selbstzweck und höchstes Ziel des morphologisch-systematischen Theiles der Botanik, neben welchem die alte Physiologie nur geringe Bedeutung besass; es drückt sich dies auch in einem Satze von LINNÉ's »*Philosophia botanica*« aus, dass der Meister in der Botanik alle Pflanzenarten kenne, während der Candidat dieser Wissenschaft die Mehrzahl der Gattungen im Kopfe haben müsse. Obgleich mehr als ein Jahrhundert regster Forschung zwischen dem Ausspruch solcher damals erklärlicher Ideen und dem Standpunkte jetziger Wissenschaft liegt, so ist die Nachwirkung derselben leider noch ausserordentlich fühlbar; in der wissenschaftlichen Phytographie haben viele Gebräuche, die wahre Naturforschung als Missbräuche verwerfen muss, ungestört bis heute fortgewuchert und im grossen Publikum auch der gebildeten Laien und Liebhaber botanischer Wissenschaft gilt noch heute Kenntniss der Arten an sich, ihre lateinische Benennung und Bestimmungsleichtigkeit als Ziel und Wesen der Botanik.

Es lässt sich die Geschichte der Phytographie leicht in zwei Perioden zerlegen, von denen die erstere die Kenntniss der Arten (und Gattungen) als einzeln neben einander existirender Gruppen erstrebte und die Eintheilungen höheren Grades (wie Ordnungen und Klassen) nur als Mittel dazu betrachtete, welches jeder Forscher nach irgend einer scharfsinnig durchgeführten Methode verwenden könnte: dies ist die Zeit der »künstlichen Systeme«, welche in LINNÉ's Sexualsystem zur höchsten Blüthe gediehen ist. Erst in der zweiten Periode, welche sich allmählich aus der ersten herausbilden musste, herrscht die Idee der in natürlichen Verkettungen mit einander verbundenen Sippen aller Grade, die zur Kenntniss der jetzt in Reinheit dargestellten primären Entwicklungsstufen des Pflanzenreiches (Algen — Angiospermen) geführt hat; in dieser Zeit ist die Absicht maassgebend, ein den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen entsprechendes Bild des in der Natur begründeten Systems auch formell möglichst im Anschluss an die Natur zu entrollen, in dem die Arten und ihre Varietäten nur die

letzten Plätze als Zusammenfassungen der pflanzlichen Individuen ausfüllen, und wo eine volle Würdigung der einander subordinirten Abstufungen stattfindet. Diese zweite Periode kann wieder eingetheilt werden in einen früheren Zeitabschnitt, wo die Idee der natürlichen Verwandtschaft unklar und mit dem Verfahren künstlicher Systematik gemischt auftrat; und zweitens in den darauf folgenden jetzigen Zeitabschnitt, in dem durch die Durchführung descendenztheoretischer Anschauungen das Wesen der natürlichen Verwandtschaft als ein reales Ziel erscheint, welches zwar nie formell zu treffen ist, aber doch als oberste Richtschnur gilt. Beide Perioden sind, wie gewöhnlich, nicht scharf von einander abgegrenzt; soll eine Grenze gesucht werden, so würde die zweite mit A. L. DE JUSSIEU's »*Genera plantarum secundum ordines naturales disposita*« im Jahre 1789 zu beginnen sein, aber mit dem Zusatz, dass von dem Erscheinen dieses Werkes an bis etwa 1820 oder 1830 hin eine Kampfeszeit folgte, welche erst sehr allmählich der künstlichen in LINNÉ's Sexualmethode erstarkten Phytographie den Boden entzog. Der erste Abschnitt der zweiten Periode würde mit dem Jahre 1852[1]) zu endigen sein; doch hebt er sich viel weniger scharf von der jetzigen Zeit ab, weil schon vorher eine richtige Forschungsmethode Platz gegriffen hatte, so dass die jetzige Wissenschaft im Allgemeinen ohne Aenderung und Methodenwechsel sich an die frühere anschliessen und weiter arbeiten konnte. —

In der LINNÉ'schen Zeit herrschte das Streben, Ordnung in der Botanik zu haben und nach einem Schema arbeiten zu können, vor allem Anderen vor; »*Filum ariadneum Botanices est Systema, sine quo Chaos est Res herbaria*«, sagt LINNÉ in seiner *Philosophia botanica*,[2]) und urtheilt über den Naturwerth der von ihm angenommenen Rangstufen von Sippen: »*Naturae opus semper est Species et Genus; Culturae saepius Varietas; Naturae et Artis Classis.*«[3]) Doch ist auch von ihm lange bekannt, dass er den Werth der natürlichen Methode in der Systematik fühlte und so selbst die neue Periode inaugurirte; »*Methodi naturalis fragmenta studiose inquirenda sunt.*« — *Primum et ultimum hoc in Botanicis desideratum est; Natura non facit saltus; Plantae omnes utrinque affinitatem monstrant, uti Territorium in Mappa geographica:*«[4]) so lauten die wichtigsten seiner darauf bezüglichen Thesen. Er selbst schuf allerdings auch nicht mehr als »Fragmente« für die natürliche Methode, indem seine unter meist gut und natürlich abgegrenzten Gattungen vereinigten Arten dafür die Bausteine abgeben mussten; die Gattungen zu höheren Sippen natürlichen Charakters zu vereinigen ist ihm nur wenig gelungen, und doch beurtheilt man die »Natürlichkeit« eines Systems in erster Linie nach der Zusammenfügung von Klassen und Ordnungen. Weit mehr als die natürliche Systematik verdankt ihm aber die Phytographie, die niemals so sehr als in seiner Zeit und nach seinen Vorschriften allgemein

[1]) Ich nehme dieses Jahr an, weil damals die Paläontologie für die Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt von entscheidender Wichtigkeit zu werden begann und UNGER den Ausspruch that, »dass die Unveränderlichkeit der Species eine Illusion sei und dass die im Lauf der geologischen Zeiträume auftretenden neuen Arten im organischen Zusammenhange ständen.« — Ebenso machte NÄGELI (Beiträge etc., Bd. II, pag. 34) 1856 den Ausspruch: »Aeussere Gründe, gegeben durch die Vergleichung der Floren successiver geologischer Perioden, und innere Gründe, enthalten in physiologischen und morphologischen Entwicklungsgesetzen und in der Veränderlichkeit der Art, lassen kaum einen Zweifel darüber, dass auch die Arten aus einander hervorgegangen sind.«

[2]) Im Jahre 1751, pag. 98, These 156.

[3]) Ebendaselbst, pag. 101, These 162.

[4]) Ebenda, These 77.

umgearbeitet und in knappe, brauchbare und noch jetzt im Allgemeinen nützliche Formen gebracht wurde. So sind in dem Rahmen seiner 24-Klassen-Anordnung die ersten wirklich guten zusammenhängenden Phytographien der damals bekannten wenig umfangreichen Pflanzenwelt erschienen, von denen die erste Ausgabe der *Species plantarum* (1753) und die noch in vielen Händen befindliche zweite Ausgabe (1762) desselben Werkes noch heute als Stütze für die Benennung und Unterscheidung der darin enthaltenen Pflanzengattungen und Arten gelten; ebenso enthielten die *Genera plantarum* 1754 das erste grössere Sammelwerk in noch jetzt brauchbarer Form. Für diese schuf LAMARCK während des Jahres 1791—1823 in demselben LINNÉ'schen Rahmen durch seine »*Illustration des Genres*« (*Encyclopédie méthodique botanique*) eine sehr viel grössere zusammenhängende, durch die verhältnissmässige Güte der Analyse hoch hervorragende Form, die einzige grossartige im letzten Ausklingen der LINNÉ'schen Principien. Die Klassen LINNÉ's haben in phytographischer Darstellung für die heutige Zeit keine Bedeutung mehr, aber es verdient vom Standpunkte historischen Interesses angeführt zu werden, dass MILLER zu London im Jahre 1777 eine zweibändige »*Illustratio systematis sexualis Linnaei*« in Folio herausgab, in welcher die als Repräsentanten der »Klassen und Ordnungen dieses Systems« gewählten Pflanzenarten auf das Vorzüglichste in ihrem Blüthenbau analysirt, beschrieben und abgebildet sind. An Werken solcher Art können wir die phytographische Neigung und Leistung jener ersten Periode erkennen. —

Inzwischen hatte sich in Paris eine Leuchte der Wissenschaft zu entzünden begonnen, deren Strahlen bald genug offenbaren sollten, wie wenig die herrschend gewordene Systematik jener Zeit den Ansprüchen exakter Naturforschung genügen konnte. Der Beginn dieser zweiten Periode knüpft sich in der Geschichte der Wissenschaft, wenn wir auf die in gedruckten Werken vorliegenden Resultate achten, fast ganz an den Namen der JUSSIEU's an. BERNARD DE JUSSIEU hatte im Garten zu Trianon zum ersten Male eine Anordnung der Pflanzen getroffen, welche im Wesen noch heute dem natürlichen System entspricht; ein gedrucktes Verzeichniss dieses Systems aus dem Jahre 1759 zeigt schon trotz vieler Mängel und Fehler den hauptsächlichsten Aufbau der natürlichen Stufenleiter. Sein Neffe, ANTOINE-LAURENT, im Jahre 1748 zu Lyon geboren, wurde in seinen Lehren gross gezogen und übertraf alsbald seinen Lehrmeister, indem er das von diesem fein herausgefühlte Princip des Aufsuchens natürlicher Verwandtschaften wissenschaftlich ausbildete und für das ganze damals bekannte Pflanzenreich zur Grundlage eines formell begründeten Systems machte. Schon in einer seiner ersten Abhandlungen über die Ranunculaceen im Jahre 1773 findet man, wie BRONGNIART nach JUSSIEU's Tode rühmend hervorhob,[1]) zum ersten Male die fundamentalen Principe der natürlichen Methode mit Klarheit auseinandergesetzt, besonders die Anwendung der Subordination der Charaktere, wie sie der Subordination der Sippen entspricht, und ihre ungleiche Werthigkeit. Vor jetzt genau einem Jahrhundert, im Jahre 1785, begann dann A. L. DE JUSSIEU seine generelle Durcharbeitung des Pflanzensystems, zu welcher er unablässig Vorarbeiten angestellt hatte, so dass schon im Jahre 1789 die »*Genera plantarum secundum Ordines naturales disposita*« zu Paris erschienen; es folgte rasch, besonders für den deutschen Leserkreis, eine neue Ausgabe derselben von P. USTERI im Jahre 1791.

Dieses Werk ruft noch heute, zumal beim Vergleich mit anderen angesehenen

---

[1]) Annales des Sciences naturelles, 2. sér., T. VII (1837).

botanischen Werken der damaligen Zeit, denselben anmuthenden Eindruck hervor; man fühlt sich bei der Auseinandersetzung der Principien und im speciell systematischen Theile mit seinem Verfasser in sympathischer Uebereinstimmung und hat Neigung, seine Studien als mitten in der Natur stehend fortzusetzen zum gleichen Zweck. Das Formelle wird in seine richtigen Schranken verwiesen, das Wesentliche in den Vordergrund gestellt, und trotzdem mit wissenschaftlicher Praxis für leichte Benutzbarkeit des neuen Systems gesorgt. Die »*Methodus naturalis*« wird als wahres Endziel der botanischen Wissenschaft hingestellt: »*haec dudum quaesita ordinatio, inter omnes longe praecipua, sola vere uniformis ac simplex, affinitatum legibus constanter obtemperans, est methodus dicta naturalis, quae omnigenas connectit plantas vinculo indiviso et gradatim a simplici ad compositam, a minimâ ad maximam continuatâ serie procedit*«. Von allen Verschiedenheiten, die im kurz zusammengefassten morphologischen Theil zur Unterscheidung gekommen sind, wird für die erste Eintheilung der Pflanzenklassen die Gestaltung des Embryos, die Staminalinsertion und Corollenausbildung als Kriterium ersten und zweiten Grades hingestellt, was seit jenem Werke von der natürlichen Systematik unverrückt, wenn auch allmählich in anderer Auffassung festgehalten ist. Dadurch sind die Akotylen (Sporenpflanzen) von den Mono- und Dikotylen geschieden; die Monokotylen werden nach epi-, peri- und hypogyner Insertion, die Dikotylen unter Mitbenutzung der Trennung der Geschlechter und der Verwachsung der Blumenkrone in Apetale, Mono- und Polypetale resp. Dicline eingetheilt, die Gruppe der Apetalen (Monochlamydeen), Mono- und Polypetalen wird ebenfalls nach hypo-, peri- und epigyner Insertion weiter zerfällt. Dadurch entstehen 15 »Klassen«, 100 »natürliche Ordnungen« umfassend, die Grundlage aller weiteren Ausarbeitungen des natürlichen Systems von damals bis jetzt, ohne dass die descendenztheoretischen Anschauungen in moderner Zeit im Stande gewesen wären, eine starke verbessernde Umwälzung realer Art auf diesem Gebiete herbeizuführen. Denn schon lange vorher hatte man auf morphologischem Wege arbeitend erkannt, dass die Gymnospermen, welche bei JUSSIEU neben ächten Dikotylen unter der Gruppe der »Diclines« standen, als unterste Stufe der Blüthenpflanzen zu betrachten und den gefässführenden Sporenpflanzen zunächst anzuschliessen seien.

Die letzten Verbesserungen dieses eigentlichen Systems von JUSSIEU hat der jüngste dieses Namens, ADRIEN DE JUSSIEU, in einem seit 1844 in mehreren Auflagen wiederholten Lehrbuche: *Cours élémentaire de Botanique*, hinzugefügt.

Schon viel früher hatte PYRAME DE CANDOLLE, auf JUSSIEU's Grundlage weiter bauend, eine Modification des Systems geschaffen, welche die Gruppe der Diclinen unter die Monochlamydeen, Mono- und Polypetalen (oder wie wir uns jetzt ausdrücken, Gamo- und Choripetalen) vertheilte und manche Umstellungen schuf; theoretisch wurde dies System, was noch in jüngster Zeit wiederum von BENTHAM und HOOKER in den »*Genera plantarum*« (1862—1883)[1]) principiell verwendet wurde, ausführlich in der *Théorie élémentaire de Botanique* vom Jahre 1813 (zweite Ausgabe 1819) besprochen und verschaffte sich Eingang in die seit etwa

[1]) Dieses ist die jüngste in lateinischer Sprache erschienene und in der einfachen phytographischen Form die Ordnungen und Gattungen des Pflanzenreichs zusammenstellende Uebersicht, welche in der Gegenwart sich der lebhaftesten Benutzung erfreut. — In früheren Jahren erschien, im Wesentlichen dieselbe Grundlage von P. DE CANDOLLE's System benutzend, eine analytische Zusammenstellung der Gattungsmerkmale für Blüthenpflanzen und Gefäss-Sporenpflanzen in MEISNER's »*Plantarum vascularium genera*«, 1836—43.

1825 erscheinenden Florenwerke, so dass in Folge davon auch unsere heutigen Excursionsbücher noch in der Regel die Ranunculaceen, die P. de Candolle an die Spitze seines Systems stellte, als erste Ordnung führen. Derselbe Verfasser begann im Jahre 1818 die ausgedehnteste Phytographie, welche die botanische Literatur besitzt, indem er entsprechend den nach dem Linné'schen künstlichen Principe angeordneten *Species plantarum* sämmtliche Klassen, Ordnungen, Gattungen und Arten des damals bekannten Reiches der Blüthenpflanzen in seinem eigenen System zusammengestellt mit ihren charakteristischen Merkmalen zu beschreiben anfing. Als er in den ersten drei Jahren dieser Riesenarbeit nur 11 Ordnungen seines »*Regni vegetabilis Systema naturale*« vollendet hatte und einsah, dass in der dort angewendeten ausführlicheren Beschreibungsweise das Werk zu langsam gefördert wurde, begann er seit 1824 die Herausgabe einer kürzeren Form desselben unter dem Titel »*Prodromus Systematis naturalis Regni vegetabilis*«, der — ebenfalls mit den Ranunculaceen beginnend und mit den Mono- und Achlamydeen endend — bis zum Jahre 1873 die dikotylen und gymnospermen Ordnungen in 17 starken, z. Th. Doppelbänden zu Ende förderte. Die Monokotylen, welche der von Jussieu angefangenen Methode gemäss den Dikotylen und Gymnospermen nachgestellt wurden, waren also von dieser ausführlichen Behandlung ausgeschlossen geblieben, und für die Mehrzahl ihrer Ordnungen bot Kunth's »*Enumeratio plantarum*« eine willkommene Ergänzung, da sie mit den Gräsern beginnend und zu Lilien und Palmen aufsteigend die Monokotylen zum grossen Theile vollendete, die Dikotylen aber gar nicht mehr berührte. Die zahlreichen Forschungen und Entdeckungen in fremden Ländern vermehrten während dieser Zeit unausgesetzt den Reichthum an neuen Gattungen und Arten, so dass beim Forterscheinen der späteren Bände von Candolle's »*Prodromus*« die ersterschienenen schon längst nicht mehr gleiche Vollständigkeit besassen; um daher eine wesentliche Ergänzung für die in zahlreichen Einzeluntersuchungen und Floren neu aufgestellten Gattungen und Arten zu bieten, begann Walpers im Jahre 1842 die Herausgabe eines »*Repertorium botanices systematicae*«, von dem bis 1847 sechs Bände erschienen, dann in die Bezeichnung von »*Annales botanices systematicae*« übergingen, und nach dem Erscheinen von vier weiteren Bänden mit dem Jahre 1857 nach dem Tode ihres Urhebers abschlossen. Seit jener Zeit ist auch nicht mehr versucht, eine neue Generalzusammenstellung des Pflanzenreichs bis auf die Arten herab vorzunehmen; die inzwischen noch um vieles gesteigerte Schwierigkeit hat Alphons de Candolle nach dem Abschlusse des »*Prodromus*« veranlasst, seit dem Jahre 1878 mit der Herausgabe von »*Suites au Prodromus*« oder »*Monographiae Phanerogamarum*« zu beginnen, Bearbeitungen von einzelnen grossen oder kleineren, der Neubearbeitung am meisten bedürftigen Ordnungen der Blüthenpflanzen, je nach Bedürfniss und Möglichkeit unter Beihülfe vieler Autoren, als Fragmente des grossen natürlichen Systems in ausführlicher Bearbeitung bis auf die Arten und Spielarten herab enthaltend.

In diesen ausführlichen Arbeiten sind die Principien der natürlichen Systematik selbst nie besprochen und auch nur schwer von Uneingeweihten herauszufinden; einzelne Bemerkungen über die Abtrennung von Ordnungen oder Gattungen unterbrechen gelegentlich den Lauf der eigentlich phytographischen Arbeit, die der Herausgabe eines grossen Lexikons gleicht. Es ist dies in so fern befremdlich, als Jussieu selbst in seinem oben erwähnten Hauptwerke nicht versäumt hat, seine Principien ausführlich zu begründen und einen Schlüssel für die von ihm befolgte Anordnung zu geben; fehlt dieser, so schwindet in derartigen

Arbeiten der eigentliche Gehalt an natürlicher Systematik und die reine Phytographie überwiegt, ob sie sich auch in das Gewand des natürlichen Systems hüllt. Aehnlich sind die Lexika kleineren Inhalts, welche unter dem Titel »Floren« über alle möglichen Länder der Erde schon erschienen sind und weiter fortfahren zu erscheinen (s. den pflanzengeographischen Theil dieser Abhandlung); diese haben auch zunächst anderen Zwecken als der Verwandtschaftsermittelung der Sippen höheren Grades zu dienen.

Methodische Phytographien, welche den Principien der natürlichen Systematik für die grossen Gruppen dienen wollen, beschränken sich gewöhnlich auf die Bearbeitung der Ordnungen (mit Aufzählung der unter jeder zusammenzufassenden Gattungen), oder auf die der Ordnungen und Gattungen in gleicher Weise, welche sie alle in grosse Reihen nach Verwandtschaft ordnen. Auf diesem Gebiete sind daher auch diejenigen Arbeiten zu suchen, welche deutliche Fortschritte des allgemeinen Systems in gesammter phytographischer Darstellung bringen.

An derartigen Arbeiten hat es in dem langen Zeitraum seit dem Durchdringen der natürlichen Methode wahrlich nicht gefehlt; es lassen sich aber hier bei der Kürze dieser historischen Relation, nur wenige zusammenfassende Werke nennen, da die Mehrzahl der einschlägigen Studien in Einzelabhandlungen oft von hoher Bedeutung für die Principien der Systematik niedergelegt sind. Doch sei wenigstens einer Sammlung solcher Einzelabhandlungen gedacht, die mehr als irgend welche andere in den ersten Decennien unseres Jahrhunderts fördernd auf das Combiniren nach natürlicher Verwandtschaft einwirkte: Die Abhandlungen floristischer und monographischer Natur von Robert Brown, deren grösste Menge in den 5 Bänden der »*Vermischten botanischen Schriften*« seit 1825 vereinigt wurde. Hier herrschte wirkliche reale Naturforschung und wurden Errungenschaften von dauerndem Werth gewonnen zu einer Zeit, wo vielfach die Speculation über das, was man unter »natürlicher Verwandtschaft« zu verstehen habe, der Forschungsweise eine schiefe Richtung zu geben drohte. Es liess sich ja damals ein befriedigender naturwissenschaftlicher Begriff nicht mit der natürlichen Verwandtschaft, die man doch überall sah und fühlte, reell verknüpfen, weil Constanz der Arten von Ewigkeit an und dennoch gleichzeitig deren »Verwandtschaft« in verschiedenem Grade ein innerer Widerspruch war. Man half sich also mit einer Anschauungsweise darüber hinweg und nannte »Typus« oder »Symmetrieplan« eine gewisse ideale Grundform, der zahlreiche (verwandte) Formen zustrebten. So konnte Elias Fries im Jahre 1835 vom System als »*supranaturale quoddam*« sprechen und behaupten, dass jede Abtheilung desselben eine gewisse »Idee« enthülle. Manche Systeme, die unter dem Einfluss solcher Anschauungen ihre ganze Anordnung darnach zu modelliren strebten und beispielsweise ihre primären Klassen als 1. »Vorleben«, 2. »Gegenwart« und 3. »Ahnung der Zukunft« für 1. Pilze, 2. Tange, Moose, Farne, Nadelhölzer, Gräser, Apetale und 3. Polypetale Dikotylen ansahen, hätten sich in philosophischer Speculation vom Boden der Thatsachen bald weit entfernen können, wenn nicht die phytographische Methode zu fest ausgeprägt und schon zu viel wirkliche Verwandtschaften aufgespürt gewesen wären.

Während die Theorie des Systems durch derartige unbegründete Ideen mehr verdunkelt als gefördert wurde, lag der wirkliche Fortschritt, abgesehen von den monographischen Arbeiten, in denjenigen Werken, welche das Pflanzenreich in Reihen von der grösstmöglichen Verwandtschaft anzuordnen und auf Jussieu's Wegen fortzuschreiten sich bemühten. Das Jahr 1830 liess in England die erste

Ausgabe von Lindley's »*Introduction to the natural system of botany*«, in Deutschland Bartling's »*Ordines naturales plantarum*« erscheinen, zwei von einander völlig unabhängige Werke, welche, jedes in seiner Weise, viel zum Ausbau des natürlichen Systems beitrugen. Lindley krönte seine Erfolge durch die 3. Ausgabe desselben Werkes unter dem Namen »*The vegetable Kingdom*« i. J. 1853, welches man meines Wissens als das erste umfangreichere, die einzelnen Ordnungen durch Analysen und Blüthenbilder praktisch erläuternde Handbuch des natürlichen Systems zur hauptsächlichen Kenntniss der Ordnungen betrachten kann, in welchem die zu jeder Ordnung gehörigen Gattungen nur, nach Unterabtheilungen geordnet, mit ihrem Namen auftreten; von besonderer Wichtigkeit für die Methode erscheint darin die hinter jeder Ordnung zugefügte Verwandtschaftskette mit mehreren anderen Ordnungen, da die Reihenbildung des Systems ja an sich nur die Beziehungen zu der voraufgehenden und folgenden Ordnung in kurzer Weise formell zeigt. In allen Ausgaben seines Werkes hatte Lindley es nöthig, gegen die in England noch immer von zahlreichen Anhängern bevorzugte künstliche Methode Linné's aufzutreten und dabei die Vorzüge der natürlichen Methode auch für die Phytographie zu schildern: »Da das natürliche System auf solche Principien basirt ist, dass alle Punkte der Aehnlichkeit zwischen den verschiedenen Theilen, Eigenthümlichkeiten und Eigenschaften der Pflanzen in Betracht gezogen werden sollen, dass daher eine Anordnung abgeleitet werden muss, bei welcher die Pflanzen am nächsten beisammenstehen, welche den grössesten Grad von Aehnlichkeit in diesen Beziehungen haben, und dass consequenter Weise die Beschaffenheit einer unvollkommen bekannten Pflanze beurtheilt werden mag nach der einer anderen gut bekannten Pflanze, so muss Jeder einsehen, dass solch eine Methode grosse Superiorität über künstliche Systeme, wie z. B. über das Linné'sche, besitzt, in denen es keine Ideencombination giebt, sondern welche reine Sammlungen isolirter Einzelpunkte sind, ohne bestimmte Beziehung zu einander«.[1])

Die von Bartling im Jahre 1830 begonnene Umarbeitung des natürlichen Systems, welche ebenfalls Jussieu's »*Diclines*« aufgelöst enthielt und die Leguminosen an die Spitze der Dikotylen stellte, wurde sehr viel bedeutungsvoller dadurch, dass Endlicher unter Vornahme vieler durch eigene Untersuchungen und Forschungen Anderer gebotener Aenderungen sie zur Grundlage eines eigenen grossen Werkes, der »*Genera plantarum secundum ordines naturales disposita* (1836—1840) machte, dem am meisten benutzten Quellenwerke für die Pflanzengattungen im Rahmen des modernen Systems bis zum Erscheinen der schon oben erwähnten *Genera plantarum* von Bentham und Hooker; und man kann von dem letzteren modernen Werke nicht einmal behaupten, dass zur Unterlage der Gattungsphytographie in ihm eine natürlichere Anordnung der Ordnungsreihen getroffen wäre, als sie Endlicher's Werk zeigt.

Da das praktische Bedürfniss am meisten nach einer allgemeinen Darstellung der Ordnungen verlangte, um diese grossen Sippencomplexe allgemein in die Phytographie, auch in alle floristischen Werke, richtig einzuführen, so sind für sie viele kleine und grössere Bearbeitungen erschienen, welche auch vielfach kleine innere Vorzüge besassen und einen allmählichen Fortschritt bekunden; da es aber hier nur darauf ankommt, die starken Säulen der Phytographie namhaft zu machen, so mag es genügen, aus etwas älterer Zeit Schnizlein's »*Abbildungen*

---

[1]) Vegetable Kingdom, Preface, pag. 8.

der natürlichen Familien des Gewächsreiches« (1843) wegen der Mannigfaltigkeit und Güte ihres analytischen Theiles zu nennen, und ebenso aus jüngerer Zeit DECAISNE und MAOUT's »*Traité général de Botanique descriptive et analytique«*[1]) (2. Ausg. 1876), welches für die Kenntniss der Ordnungen vorzügliche Werk in seiner systematischen Grundlage aus einer wiederholten Umarbeitung des zuletzt von ADRIEN DE JUSSIEU vervollkommneten ersten natürlichen Systems hervorgegangen ist.

Eine Phytographie ganz anderer Art ist als neueste, noch nicht vollendete, an den Schluss zu stellen: BAILLON's *Histoire des plantes* (seit 1868 im Erscheinen); zwar wird in ihr eine Discussion über die Gruppirung der Ordnungen selbst vermisst, aber in jeder einzelnen Ordnung wird die stufenweise Entwicklung einzelner Organe und die sich daraus für die einzelnen Gattungen ergebende Verwandtschaft oder Abtrennung in einer dem Principe natürlicher Systematik so sehr entsprechenden Weise geschildert, dass hier neben der Phytographie der Gattungen im gewöhnlichen Sinne (mit Anführung der Charaktere in hergebrachter Reihenfolge) noch als etwas ganz anderes und neues ein Eindringen in die innere Organisation jeder einzelnen Ordnung erstrebt wird, um nicht nur Kenntniss, sondern Verständniss derselben zu erreichen.

Die heutige Fortentwicklung der Phytographie. — Diese Verständnisserzielung muss unter dem Drucke moderner Naturanschauungen immer mehr sich mit dem Zwecke lexikalischer Phytographie vereinigen, soll dieselbe nach wie vor wissenschaftlichen Anforderungen genügen; in wie grosser Zahl auch zu irgend welchen von der wissenschaftlichen Praxis gebotenen Zwecken blosse Aufzählungen in kürzester und rein diagnostischer Methode in das Leben treten, sie müssen hinter sich eine solche Phytographie haben, welche zugleich den Ansprüchen der wissenschaftlichen Theorie genügt. Die Phytographie muss durchaus aufhören, in erster Linie etwas Künstliches und der Natur Zwang auferlegendes zu sein; sie soll darnach streben, die wirklichen Kenntnisse des natürlichen Systems in die durch die Natur selbst begründeten Formen zu giessen. Es ist oft schwierig, eine genügende Form für wirklich erkannte Verwandtschaftsbeziehungen herauszufinden, und die Einsicht in diese Schwierigkeiten hat oftmals Systematiker von hohem Range in alten und jüngst vergangenen Zeiten muthlos gemacht. So konnte GRISEBACH bei Besprechung zweier, eine Brücke zu mehreren Ordnungen bildenden Gattungen (*Hypseocharis* und *Biebersteinia*[2]) sagen: »Wie weit der Umfang einer natürlichen Familie zu fassen sei, ist nicht eine wissenschaftliche Frage, sondern eine Angelegenheit der Convenienz und des Herkommens. Es verhält sich damit nicht anders, wie mit der willkürlichen Umgrenzung der Sternbilder, die dazu dient, sich leichter am Firmament zu orientiren;« aber dieser Ausspruch ist weder vom Standpunkt des Systems noch der Phytographie im Princip zuzugeben, obgleich er sich nicht selten für Einzelfälle in Hinsicht auf den noch weit von Vollendung entfernten Zustand unserer Kenntnisse vollständig bewahrheitet hat. Dieser Ausspruch würde principiell richtig sein, es würde thatsächlich nur auf Uebereinkommen beruhen, in welcher Weise alle Sippen des Pflanzenreiches abzugrenzen seien, wenn bei ihrer steten

---

[1]) Dasselbe empfiehlt sich bei mässigem Preis (24 Francs) als bestes, durch reiche Holzschnittanalysen ausgezeichnet illustrirtes Handbuch zur Einführung in die gesammten natürlichen Ordnungen der Gewächse.

[2]) In den Göttinger Nachrichten 1877, pag. 498.

Weiterentwicklung alle Formen, welche jemals auf Erden existirt haben, sich unverändert geschlechtlich fortgepflanzt hätten; alsdann hätten wir zwar die Möglichkeit, das phylogenetische System rein aus der jetzt lebenden Naturwelt zu entziffern, hätten aber wegen der überall allseitig hin vorhandenen Verbindungsglieder und Uebergangsformen von einem ausgebildeten Ordnungstypus zum andern keine Möglichkeit, auch nur einmal die Hauptklassen des Pflanzenreichs an irgend einer scharf durch die Natur bestimmten Grenze abzutheilen. Wenn also, was nicht nur wahrscheinlich ist, sondern auch durch Beobachtungen bewiesen werden zu können scheint, an einzelnen Stellen des natürlichen Systems (in einzelnen Ordnungen, in gewissen Gattungsgruppen bei polymorphen Arten in einem continuirlichen Entwicklungsgebiet) ein wirklich lückenloser Zusammenhang durch Erhaltung der Uebergangsformen vorhanden ist, so gilt für diese Fälle der citirte Ausspruch GRISEBACH's in voller Strenge: hier ist es Convenienz, Grenzen zwischen Ordnungen, Tribus, Gattungen zu ziehen; man wird am besten die Grenzen dann nach den Erfahrungen aus anderen scharf in der Natur geschiedenen Sippen gleichen Ranges herleiten. Aber diese Fälle von phylogenetisch innigstem, ganz oder fast lückenlosem Zusammenhange sind im Verhältniss zu der Zahl der durch grosse Lücken von einander geschiedenen höheren Sippen sehr selten; es ist Sprachgebrauch geworden, die ersteren als »künstliche« Sippen zu bezeichnen, die letzteren als »natürliche.« Unter Hinweis auf die oben (pag. 203) gemachten Auseinandersetzungen über die Entstehung von Lücken im System und Areal ist also hier nochmals zu wiederholen, dass durch diese Lücken die Aufstellung scharf abgegrenzter Sippen zur Naturwahrheit geworden ist; es möge nur noch einmal auf die Moose, auf die Klassen der gefässführenden Sporenpflanzen, die Cycadeen und Coniferen hingewiesen werden als auf Beispiele, welche die schärfste Abtrennung zeigen. Der Systematiker, welcher die Verwandtschaften aufsucht, muss bei eben dieser Arbeit auch die in der Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreichs entstandenen Lücken finden; wie er als Phytograph (denn natürlich sind Systematiker und Phytographen von Haus aus dieselben Leute und eine Arbeitstheilung zwischen ihnen ist an sich undenkbar) die verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Sippen auseinandersetzt, muss er die beobachteten Lücken zu ihrer Trennung benutzen; hier schlägt er die Grenzpfähle der Klassen, Ordnungen, Gattungen, Arten, ein, und wo wirklich Lücken in der Natur entstanden sind, ist die Abgrenzung kein gegenseitiges Uebereinkommen, sondern liegt in der Sache selbst begründet. Aber die richtige Würdigung der Grösse dieser Lücken ist schwieriger und wird am meisten verschiedene Beurtheilung bei den Systematikern erfahren; wo dieser eine Gattungsgruppe abgegrenzt zu sehen glaubt, wird jener ein Intervall zwischen zwei Ordnungen zu erblicken glauben, und in diesem Punkte liegt wiederum der reichste Stoff für »Convenienz« des Verfahrens vor, der sich aber bei fortgesetzten genauen Arbeiten immer mehr lichten muss.

Bei der Umfänglichkeit der Untersuchungen im wahren Sinne der natürlichen Methode hat sich die Systematik auch jetzt noch oft genug eines streckenweis eingeschobenen, viel leichter zu vollendenden künstlichen Verfahrens bedient. Man greift dabei aus der Fülle der vorhandenen Merkmale irgend eins, z. B. die Ausbildung der Frucht, heraus und benutzt dieses zur Eintheilung der Sippe, beispielweise einer Ordnung. Wenn dann später die auf diesem Wege erzielten Unterabtheilungen (also Tribus und Gattungen) bei der fortgesetzten Untersuchung auf natürlichem Wege, d. h. bei Berücksichtigung der vollen Entwicklung jedes

einzelnen Gliedes in dieser Ordnung, sich stichhaltig erweisen, dann ist das Ergreifen des einen Merkmales ein genialer Gedanke für die betreffende Ordnung gewesen und es steht mit der Natur selbst im Einklang; andern Falls ist zu ändern. Ich glaube, dass die Phythographie im Anschluss an wahre Systematik noch innerhalb einer grossen Mehrzahl von Ordnungen der Blüthenpflanzen ausserordentlich viel zu ändern haben wird, dass in sehr vielen noch eine grosse Portion von Künstlichkeit steckt.

Vor allen Dingen muss die Phytographie sich ganz allgemein zu einer stärkeren Subordination der Sippen verständigen, als es bis jetzt meist der Fall gewesen ist, weil sie nur dadurch der systematischen Erkenntniss gerecht werden kann. Auch werden dadurch am leichtesten so viele Streitigkeiten beigelegt. Da existiren in gut bekannten Ordnungen Reihen von stark geschiedenen Gattungen A, B, C, D . . . .; Jeder erkennt dieselben an; die Gattung B gliedert sich vielleicht in drei Gruppen, deren jede einzelne a, b, c, wenn man sie zu einer eigenen Gattung erhöbe, viel weniger unter sich als von A, C oder D verschieden wäre; eine Auflösung der Gattungsreihe A, B, C, D . . . . in eine solche A, a, b, c, C, D . . . . führt daher zu einer starken Ungleichförmigkeit. Hier hebt eine nie enden wollende Meinungsverschiedenheit darüber an, welche Darstellung die richtigere sei. Das Natürliche kann aber nur in einer Subordination, also in einer Reihe A, B (Untergattungen a, b, c), C, D . . . . gesucht werden.

Ferner gehört sich für ausgedehnte phytographische Arbeiten, welche dem natürlichen System gerecht werden wollen, die Ergänzung der Reihenaufzählung durch Beschreibung oder einfache graphische Methode, wie sie LINDLEY 1853 für den damaligen Standpunkt der Kenntnisse so glücklich seinen Ordnungen[1]) hinzufügte; jede Ordnung versammelt dabei um sich selbst als Mittelpunkt der verwandtschaftlichen Beziehungen die übrigen in directer Affinität stehenden Ordnungen oder deren Untertheile, wobei nur sorgfältig zwischen wahrer (phylogenetisch-morphologischer) Verwandtschaft und repräsentativer Aehnlichkeit unterschieden werden muss (s. pag. 274—275); am Mangel dieser Unterscheidung sind viele Verwandtschaftskreise von LINDLEY gescheitert.

In Rücksicht auf diese Anforderungen, welche wissenschaftliche Phytographie erfüllen soll, kann man nicht umhin, den Zustand der grossen phytographischen Sammelwerke neuester Zeit als noch ziemlich mangelhaft zu bezeichnen; diese Kritik kann sich selbstverständlich nur darauf beziehen, dass man den Maassstab des natürlichen Systems an sie anlegt, während vielleicht ihre Autoren nur eine handliche Zusammenstellung für die wissenschaftliche Praxis, einen kurz gefassten Codex, haben herausgeben wollen. So ist z. B. in BENTHAM und HOOKER's vielbenutzten *Genera plantarum* der Zustand der »*Genera anomala*«, die so oft Reste älterer Ordnungen zu bedeuten scheinen, sehr kurz abgemacht, indem sie irgendwo an andere Ordnungen angehängt sind, wo es einigermaassen der abgesteckte Charakter zu erlauben schien. Die Subordination ist nicht besonders stark angewendet, indem weder Unterordnungen noch Untergattungen zu Tage treten und dadurch viel Streitigkeiten hinsichtlich der formellen Abgrenzung neu erweckt statt geschlichtet sind. Die wenigen Worte über die natürliche Verwandtschaft fallen fast weg gegenüber der gleichförmigen Aufzählung der Charaktere; sie rechnen aber auf schon vorhandenes systematisches Verständniss und sind in diesem Sinne schwerwiegend. Fast nie wird die Anatomie in den Kreis der

---

1) In dem oben erwähnten Vegetable Kingdom.

Betrachtung gezogen, die doch hinsichtlich der erblichen, nicht in einer Erdperiode durch Anpassung erworbenen Charaktere mit der Organographie gleiche Berechtigung hat. Die tiefliegenden Beziehungen zwischen Ordnungen und ihren geographischen Entwicklungsgebieten sind nicht zum Studium gemacht. — In diesen Beziehungen also ist das mit Recht berühmte Werk mehr phytographisch als systematisch abgefasst, wozu die Autoren natürlich volles Recht besassen; man darf wohl den Wunsch nach umfangreichen Werken im eigentlichen Sinne der höheren Systematik hegen, wie einst AGARDH ein solches wenigstens für die Ordnungen zu verfassen sich bemühte,[1]) aber man braucht deshalb nicht die vorhandenen, der wissenschaftlichen Systematik als Säulen dienenden phytographischen Arbeiten zu tadeln, wenn diese nur in diesem Sinne gut sind. Die Lücke in der Literatur muss allerdings betont werden.

Wie schon öfter in neuerer Zeit, hat jüngst RICHTER in einer besonderen Schrift[2]) die Systematik wegen der von ihr eingeschlagenen Bahnen scharf verurtheilt. Viele dieser Vorwürfe widerlegen sich zwar durch die vorhandene Literatur, die in ihrer Gesammtheit doch einen höheren Standpunkt behauptet, als der gegnerischen Seite bekannt zu sein scheint; viele Vorwürfe sind berechtigt, bei anderen endlich kann man nicht einsehen, wie es besser gemacht werden soll. Die Methoden der Systematik selbst haben in jüngster Zeit wahrlich nicht stillgestanden und sind durch die phylogenetische Betrachtungsweise der Morphologie zum neuesten Fortschritt gelangt; hier kommt es nur darauf an, dass sich genügende Kräfte finden, um die in grosser Geschwindigkeit neu auftauchenden Fragen zu behandeln. — Die Phytographie ist im Rückstande geblieben, weil sie am liebsten fortgefahren hat, in der früheren, wenn auch noch so sehr im Wissen und Ausdruck vervollkommneten Weise Beschreibungen zu sammeln, ohne auf die neu aufgetauchten richtigen Gesichtspunkte einzugehen. Auch darüber kann man sich nicht wundern, wenn man bedenkt, dass noch immer die meisten und besten Kräfte der Arbeiter auf diesem Gebiete durch die neuen Entdeckungen in fremden Ländern in Anspruch genommen werden, um nur rasch den ganzen Schatz von Pflanzenformen der Erde zu analysiren, den natürlichen Ordnungs- und Gattungssippen einzuverleiben und so das systematische Material in bearbeitungsfähiger Weise zu ordnen. Dass das nicht immer so weiter gehen wird, ist selbstverständlich, und A. DE CANDOLLE hat sehr richtig erkannt, dass nunmehr durch Vertheilung des Arbeitsmaterials unter viele Kräfte, welche sich mit aller Vertiefung in dasselbe dem monographischen Studium widmen sollen, der Systematik eine erhöhte Bedeutung zu verleihen sei, und hat daher — wie oben (pag. 281) erwähnt, die Reihe der *Monographiae Phanerogamarum* eröffnet.

RICHTER scheint es für möglich zu halten, dass die Systematik und Phytographie in getrennter Weise vorwärts kommen können, so nämlich, dass der Phytograph, statt nur die unterscheidenden Merkmale seiner Sippen anzugeben, auf jede, auch die kleinste Eigenschaft der Pflanze Rücksicht nehmen und dieselbe in allen ihren Eigenthümlichkeiten bis ins kleinste Detail möglichst eingehend beschreiben soll, damit der Systematiker aus diesen Vorarbeiten den verwandtschaftlichen Zusammenhang herleiten könne. Zu diesem Zwecke werden dem Phytographen 6 Regeln zur Beachtung empfohlen[3]), die ihm allerdings eine ungeheure Arbeitslast aufbürden, aber doch kein Ergebniss versprechen. Denn ein solches ist immer nur zu erhoffen, wenn ein Systematiker die charakteristischen Züge der Sippe, die er gerade in Arbeit hat, Stück für Stück und in allen Beziehungen, gewiss auch in ihrer ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklungsgeschichte, in dem ganzen Formenkreise selbst untersucht, dabei das Wesentliche vom Unwesentlichen selbst zu unterscheiden lernt, die verwandtschaftlichen Uebergänge gerade so wie die Trennungen auffindet, und nun die Errungenschaften seines Studiums in einer der natürlichen Systematik am besten entsprechenden phytographischen Methode selbst darlegt. Hin-

[1]) Theoria Systematis plantarum; Lund 1858.

[2]) Die botanische Systematik und ihr Verhältniss zur Anatomie und Physiologie der Pflanzen; Wien 1885.

[3]) A. a. O., pag. 148--149.

sichtlich der letzteren wird es jetzt allgemein Sitte, in einem abhandelnden Theile zunächst den Leser in den bearbeiteten Formenkreis belehrend einzuführen, und dann erst die allgemeinen und unterscheidenden Merkmale in präciser Form bei den kleineren Gruppen des ganzen Formenkreises gleichmässig durchzuführen. Dies ist unzweifelhaft ein zweckmässiges Verfahren, welches der wissenschaftlichen Theorie wie Praxis in gleicher Weise Rechnung trägt, und ist z. B. von BAILLON in seiner oben erwähnten *Histoire des plantes* im grossen Maassstabe angewendet. — Wie übertrieben aber auf dem Gebiete der Systematik die Anschauungen sowohl als die Forderungen in neuester Zeit werden können, zeigt recht deutlich eine andere Stelle aus RICHTER's Kritik der modernen Systematik,[1]) in der der Kritiker nach Besprechung von LINNÉ's System hinzufügt: »die gesammte Thätigkeit der Systematiker vor DARWIN, d. h. zu der Zeit, als man die Constanz der einzelnen Species und ihre gegenseitige Unabhängigkeit von einander als unerschütterlich feststehend annahm, hat vom heutigen Standpunkt der Wissenschaft aus betrachtet, keinen andern Werth, als den einer rein empirischen Einsammlung von Material, also dieselbe Bedeutung, welche wir heute der Phytographie zuschreiben . . .« Es sei nochmals betont, dass die heutige Systematik durch die Epoche des Auftretens und Durchdringens der descendenztheoretischen Anschauungen hindurch sich im vollständigsten Anschluss nach rückwärts an die Arbeiten von AGARDH, ENDLICHER u. s. w. bis JUSSIEU befindet, wenn diese Schriftsteller auch sämmtlich in der Erklärung der natürlichen Verwandtschaft irre gingen.

Mit Recht ist für die natürliche Systematik in neuerer Zeit verlangt, dass sie sich viel mehr als bisher um die vergleichende Anatomie bekümmere. Man kann nicht sagen, dass sie dieselbe von jeher vernachlässigt hätte; schon P. DE CANDOLLE's Unterscheidung von Gefässpflanzen und Zellenpflanzen zeigt das Gegentheil, zeigt sogar die Anwendung in der Phytographie; und man muss nicht immer nur die Bücher, in welchen Ordnungen und Gattungen des Pflanzenreichs aufgezählt werden, zur botanischen Systematik rechnen, sondern ebenso Abhandlungen über einzelne Kapitel der vergleichenden Morphologie, wie z. B. EICHLER's »Blüthendiagramme,« und also auch die der vergleichenden Anatomie; die Anatomie schlechthin hat sich nur in dem Punkte meistens noch ungefügig gezeigt, als sie neben dem systematischen Material auch das biologische, die durch Wechselwirkungen des Klimas und Pflanzenlebens in vielleicht oft kurzer Zeit erworbenen Merkmale nicht stark inhärenter Art ungeordnet darbietet. Die Phytographie hat daher einstweilen weniger Veranlassung nehmen können, von unsicherer Grundlage aus die Anatomie zu benutzen; doch sind schon einzelne Fälle vorgekommen, wo die monographische Umarbeitung einer Ordnung sich ebenso auf den anatomischen Bau als auf die Blüthenstruktur stützte; in anderen Fällen ist die Behandlung der Sprossfolge in den Vegetationsorganen Veranlassung zu Erwägungen geworden, ob die dadurch erzielte Eintheilung nicht zu verbinden sei mit der aus den Blüthenorganen gewonnenen, oder ob, wenn sie sich widersprechen, die Sprossfolge nicht als ein inhärenterer Charakter zu betrachten sei. Es kommt also nur darauf an, dass die vergleichende Methode, ob in der Organographie der Blüthe, der Vegetationsorgane oder in beider Anatomie, sichere Grundlagen errichte, so wird die Phytographie von selbst auf die gewünschte Höhe und Vielseitigkeit gelangen, da sie ja ein Ausfluss der gewonnenen allgemeinen Kenntniss der Sippen ist. Immer allerdings muss die Phytographie zum Ausdruck Kürze und Bestimmtheit wählen, sofern die von ihr gelieferten Uebersichten nicht den Charakter als solche verlieren sollen.

Die für die Nomenclatur festgesetzen Regeln. — Um sich zu verständigen, hat man seit ältester Zeit den irgendwie erkannten Sippen bestimmte Namen gegeben. Es ist im Interesse der Klarheit zu jeder Zeit, und im Interesse

[1]) A. a. O., pag. 167.

der längeren Brauchbarkeit von Werken aus älterer Zeit, wünschenswerth, dass die einmal gegebenen Namen möglichst wenig verändert werden und dass sie eine internationale Gültigkeit besitzen. Aus dem Grunde werden die Namen in lateinischer Sprache gegeben, und es sind von LINNÉ Principien festgesetzt, welche der conservativen Richtung in Hinsicht auf das Nomenclaturwesen formellen Ausdruck verleihen. Diese Principien sind wiederholt auf Schwierigkeiten, die sich in der späteren Praxis herausgestellt hatten, geprüft worden und haben Zusätze erfahren; ihre neueste Fassung liegt zur Beachtung der phytographischen Botaniker aller Nationen in den »*Lois de la Nomenclature botanique*«[1]) vor, welche zur Durchberathung auf dem internationalen Congress für Botanik zu Paris, am 16. August 1867, vorgelegt und angenommen sind. Fasst man aber die gegenwärtige Lage kurz zusammen, so kann man sagen, dass in den hier neu sanctionirten Principien des strengsten Conservatismus für die moderne Phytographie Fesseln geschmiedet sind, welche unzweifelhaft mit an ihrem langsamen Fortschritte hinsichtlich der hohen Ziele der Systematik die Schuld tragen.

Es braucht ja nicht erst betont zu werden, dass bei der Namengebung keine Naturgesetze, sondern nur Zweckmässigkeitsregeln zu beachten sind; die Natur kennt keine Namen, sondern nur die Sippen verschiedenen Grades, und alle Nomenclaturregeln müssen als unbrauchbar betrachtet werden, welche der freien Ausübung der Forschung in den Subordinationen der Verwandtschaftsverkettungen hindernd im Wege stehen. Das aber ist wirklich vielfach der Fall, und so regt sich denn auf vielen Seiten ein nur zu sehr berechtigtes Aenderungsgelüste, welches in vernünftigen Schranken gehalten der Phytographie unzweifelhaft einen neuen Impuls verleihen wird. Denn, um es kurz zu sagen: die Regeln, welche LINNÉ in seiner *Philosophia botanica* in sehr scharfsinniger Weise für die von ihm richtig vorausgesehene nächste Zukunft aufstellte, wurden gegeben und innegehalten unter dem Dogma der Constanz der Arten; das Dogma ist längst gefallen, die alten Regeln aber sind künstlich festgehalten, und dies führt zu inneren Widersprüchen. An sich ist es ja ganz gleichgültig, wie eine Sippe benannt ist; man hat auch von vornherein darauf verzichtet, die Namengebung der Pflanzen irgendwie logisch rationell zu machen, obgleich man sich bemüht, mit dem Namen am liebsten irgend einen auffälligen Zug zu verbinden, und obgleich geradezu falsche Namen, solche z. B., welche ein ganz falsches Florenreich als Vaterland angeben[2]), einfach verworfen werden müssen. Aber darauf kommt es sehr an, dass Jeder unzweifelhaft wisse, welche Sippe mit bestimmtem systematischen Charakter unter einem bestimmten einmal gegebenen Namen zu verstehen sei. In so fern ist, um die Hauptsache zu betonen, mit RICHTER, welcher die Namensgebung in der Phytographie einer sehr berechtigten Kritik jüngst unterzogen hat[3]), als Hauptgrundsatz für unsere Zeit hinzustellen: es solle das bisher vor allen anderen festgehaltene Princip, den ältesten Pflanzennamen für eine Sippe gültig sein zu lassen, sich dem Principe unterordnen, dass der unzweideutigste Name gültig werde.

Glücklicher Weise sind die Nomenclaturregeln fast nur auf die Namen der Arten und Gattungen ausgedehnt. Auch das liegt in der historischen Ent-

[1]) Rédigées par A. DE CANDOLLE; Paris 1867.

[2]) So war es z. B. mit der virginischen *Asclepias syriaca* L. der Fall, welche darnach in *A. Cornuti* umgetauft wurde.

[3]) Die botanische Systematik und ihr Verhältniss zur Anat. u. Physiol. (1885), pag. 150 bis 159.

wicklung aus LINNE's »*Philosophia botanica*«, begründet, welche Unterarten und Untergattungen als natürliche Complexe nicht kannte und die *Ordines naturales* nur ahnte. Ueber die Namensgebung dieser Sippen ist daher nichts gesagt, und es hat da immer eine viel grössere Freiheit gegolten. Man kann nicht merken, dass durch dieselbe die Wissenschaft geschädigt wäre; im Gegentheile darf man glauben, dass dem Verfahren bei der Namensgebung der Ordnungen, ihrer Tribus und der Gattungssectionen entsprechend auch die Gattungen und Arten behandelt werden könnten. Die letzteren gelten als die eigentlichen Träger des Namens, indem die Bezeichnung von z. B. *Dryas octopetala* L. stillschweigend noch das Wissen voraussetzt, dass diese Pflanze eine Dikotyle aus der Klasse der Senticosen (oder Rosifloren), Ordnung der Dryadineen sei. Für die Ableitung der Namen dieser höheren Rang einnehmenden Sippen aus Gattungsnamen oder für Erwählung besonderer neuer Eigennamen, hat sich allmählich in der Phytographie ein ziemlich gleichartiger Modus herausgebildet, der allerdings der Neigung des Einzelnen noch immer viel Spielraum lässt. Ich selbst möchte empfehlen, die Sippennamen in folgender Weise zu formuliren:

1. Die grossen Entwicklungsreiche der Pflanzen führen die in der Wissenschaft seit lange eingebürgerten Namen weiter; es sind dies also für die Blüthenpflanzen die Namen: *Monocotyledoneae*, *Dicotyledoneae*, *Gymnospermae*.

2. Deren Divisionen werden durch ihren hauptsächlichsten morphologischen Blüthen-Charakter bezeichnet, also z. B.: *Monochlamydeae*, *Gamopetalae*, *Calyciflorae*.

3. Die Klassen oder Ordnungsreihen werden, wenn es irgend angeht, durch Eigennamen bezeichnet, welche nicht von einer Gattung abgeleitet sind; Beispiele: *Palmae*, *Compositae*, *Leguminosae*, *Bicornes*, *Nuculiferae*, *Senticosae*. Sind — aus Mangel einer schon in der Botanik bekannten Allgemeinbezeichnung — Gattungsnamen zur Ableitung des Klassennamens nicht zu vermeiden, so charakterisirt sich der letztere durch die Endung *oideae;* z. B.: *Cyperoideae*, *Aroideae*. — Die Unterklassen, wo sie formell nothwendig sind, werden in ihrer Nomenclatur wie die Klassen selbst behandelt.

4. Die Ordnungen (oder natürlichen Familien[1]) werden nach hervorragenden Gattungen ihrer Sippe benannt (tragen nicht Eigennamen wie die Klassen) und führen als Zeichen ihres Ranges die Endungen *aceae* oder *ineae;* die Entscheidung zwischen diesen beiden Endungen geschieht sprachlich nach der Bildung des Genitivs. Beispiele: *Brassicaceae*, *Ranunculaceae*, *Jasminaceae*, *Orchidineae*, *Salicineae*. — Da diese Namen etwas schwerfällig klingen, so kürzt man sie in rascher Sprachweise, da wo Irrthümer nicht zu befürchten sind, nach Bedürfniss um eine Silbe ab (z. B. Orchideen).

5. Die Unterordnungen werden nach ihren typischen Gattungen bezeichnet und lauten auf *inae* aus; Beispiele: *Eupatorinae*, *Borassinae*, *Caricinae*.

6. Die Tribus werden nach ihren typischen Gattungen benannt mit verkürzter Endung auf *eae;* Beispiele: *Areceae*, *Brassiceae*, *Ranunculeae*, *Veroniceae*.

7. Die Gattungen sind Eigennamen, mit Schärfe und Unzweideutigkeit

---

[1]) Seit alter Zeit ist der Begriff *Ordo naturalis* und *Familia naturalis* völlig synonym, ihre Bezeichnung als »*Ordines*« gebräuchlicher gewesen. Die grossen Phytographien der neueren Zeit zeigen dieselbe Bezeichnung als »*Ordines*« (ENDLICHER, HOOKER und BENTHAM). Es erscheint daher als eine unnöthige und unzweckmässige Aenderung, wenn in jüngster Zeit die Bezeichnungen »Ordnung« und »Familie« in diesem oder jenem Werke subordinirt erscheinen, in dem *Ordo* alsdann an Stelle von *Classis* gesetzt ist.

nach den Nomenclaturregeln aus den für die jeweilige Gattungssippe möglichen Namen ausgesucht. Die zuerst seit dem Erscheinen von LINNÉ's *Genera und Species plantarum* in das Leben getretenen und in der Botanik eingebürgerten Namen haben an sich vor anderen Namen den Vorzug. (Siehe die folgenden Zusätze über etwaige Einschränkungen). Gattungen, welche von 3—6 als Beispiele benutzt sind: *Cyperus, Arum, Brassica, Ranunculus, Jasminum, Orchis, Salix, Eupatorium, Borassus, Carex, Areca, Veronica.*

8. Die Untergattungen sind ebenfalls Eigennamen, auf deren Anwendung und Erhaltung die Nomenclaturregeln wie auf die Gattungsnamen Bezug haben. Je nach dem Urtheile der Phytographen werden die Namen der Untergattungen, sofern das natürliche System es fordert, zu Gattungsnamen, und umgekehrt. Beispiele: *Munbaca, Ayri, Tucuma* und *Malybo,* 4 Untergattungen von *Astrocaryum, Syagrus* und *Glaziova,* Untergattungen von *Cocos.* Sollen sie formell als Untergattungen hervortreten, so wird ein * vor den Namen gesetzt.

9. Die Gattungssectionen werden ihrem systematischen Charakter nach als Adjectivbezeichnungen aufgeführt; z. B. *Veronicae spicatae, Parnassiae fimbripetalae.* Der Name der Gattung braucht, als selbstverständlich, dabei nicht wiederholt zu werden.

10. Die Rotten werden ohne eigenen Namen nach der wichtigsten Art mit dem Vorsatz T. p. (= *Typus polymorphus*) bezeichnet; welche Art als charakter- und namengebend auszuwählen ist, geht aus den Resultaten der phylogenetischen Betrachtungsweise für den Verwandtschaftskreis hervor. Beispiel (aus der oben, pag. 232, ausführlich besprochenen Entwicklungsreihe von der Untergattung *Tubocytisus*): *T. p. Cytisus austriacus, supinus, hirsutus* und *T. p. Cytisus ratisbonensis.*

11. Die Arten führen, wie seit LINNÉ üblich, den Namen ihrer Gattung mit beigefügtem Adjectiv oder Substantiv. Die zuerst seit dem Erscheinen von LINNÉ's *Species plantarum* im Jahre 1753 in das Leben getretenen uud in der Botanik eingebürgerten Namen haben an sich vor anderen Namen den Vorzug. Beispiel: *Dryas octopetala.*

12, Die Unterarten werden wie die Arten bezeichnet, haben in ihrer Nomenclatur dasselbe Anrecht auf conservativen Schutz mit Berücksichtigung der Priorität wie die Arten, und können je nach dem Urtheil der Phytographen ohne Namensänderung zum Artrange erhoben werden; (ebenso umgekehrt). Formell unterscheiden sich die Unterartnamen durch ein dem Gattungsnamen folgendes *; z. B.: *Dryas *integrifolia.*

13. Die Spielarten werden mit dem Zusatz »*var.*« als Adjectivbezeichnungen hinter dem vollen Namen ihrer Art- oder Unterart-Sippe aufgeführt; Beispiel: *Astrocaryum Paramaca, var. platyacanthum.*

Die Aufführung der unter 10. genannten »Rotten« wird in den Phytographien die Uebersicht wesentlich klären, zumal damit keine neuen Namen in die Botanik eingeführt werden sollen, welche immer als ein Ballast zu betrachten sind. Die Rotten sollen das Studium erleichtern, indem sie den Blick von den oft minutiösen Artunterschieden innerhalb der Rotten ablenken auf die viel leichter zu überschauenden Charaktere der Hauptarten. Oft fällt natürlich eine »Rotte« mit dem Begriff einer »allseitig rings scharf umgrenzten Art« völlig zusammen; um so besser. Für kurze Uebersichten der Floren, für den Schulunterricht u. s. w., sollte man immer nur die Species-Eintheilungen bis zum Range der *Typi polymorphi* herab vornehmen.

Beispiel. In der deutschen Flora sind *Circaea lutetiana, C. intermedia* und *C. alpina* nahe verwandte Arten, deren Unterscheidung zumal an den Grenzen von *C. intermedia* und *lutetiana* oft nicht recht natürlich ist. Die Vermuthung liegt nahe (aus Gründen der geographischen Verbreitung), dass *Circaea alpina* die Stammart sei, aus der sich wahrscheinlich erst in jüngerer Zeit die anderen Arten abgeleitet haben. Ebenso verhält sich dazu die *Circaea pacifica* in den Bergländern des westlichen Nord-Amerikas (*Flora of California*, I, 234). Fasst man alle diese Arten unter der »Rotte« *T. p. Circaea alpina* zusammen, so ist für vielfältige Betrachtungen, bei denen die specifischen Charaktere nicht in ihren letzten Einzelheiten aufzutreten brauchen, dadurch der Weg gebahnt und das Material gesichtet.

Die Priorität der zuerst, seit dem hinsichtlich der Nomenclatur als Norm festgehaltenen Erscheinen der *Species plantarum* LINNÉ's im Jahre 1753 aufgestellten Namen, welche die Botanik vor unnützen Namensänderungen bewahren sollte, ist in neuerer Zeit für einige Autoren Anlass geworden, die vergessenen Werke des vorigen Jahrhunderts an das Licht zu ziehen und auf Priorität beanspruchende Namen zu durchsuchen; dadurch sind viele Namensänderungen veranlasst worden, die Niemandem Nutzen gebracht, wohl aber manche Verwirrung herbeigeführt haben, und welche nur diejenigen befriedigen, welche glauben, dass die seit 1753 geschaffenen Pflanzennamen wie ein Heiligthum bis an das Ende der Welt aufbewahrt bleiben sollten. Von den Autoren, welche diese vergessenen Namen früher ersonnen, wird diese Arbeit vielleicht nur der kleinste und jedenfalls der am wenigsten mit wahrer Naturforschung im Zusammenhang stehende Theil gewesen sein, und wenn ihr Werk in Vergessenheit kam, dann brauchen ihre Namensgebungen auch nicht mehr zum Schaden der jetzigen Wissenschaft wieder aufgefrischt zu werden. Um deswillen habe ich unter 7 und 11 den Zusatz gemacht, dass nur die in der Botanik eingebürgerten Namen ein Vorrecht hinsichtlich ihres Alters haben sollen, ein Zusatz, den jeder Phytograph anzuwenden wissen wird.

Die vielen Synonyme, an denen die Botanik leidet, entstehen ganz natürlich im Laufe der Entwicklung der Wissenschaft dadurch, dass mehrere Autoren unabhängig von einander dieselbe Pflanze oder Bruchstücke derselben Pflanze in das System einrangiren, ohne von den gleichen Arbeiten der Anderen Kenntniss zu haben. Palmen z. B. sind nicht selten nur nach der Kenntniss ihrer Frucht zu eigenen Gattungen erhoben und als solche phytographisch dignoscirt; jetzt findet vielleicht später ein Reisender dieselbe Palme blühend, aber ohne Früchte, in ihrer Heimat, bemerkt, dass Blüthen und Blätter der Art noch nicht in der Literatur angegeben waren (denn es war ja vordem nur von ihrer Frucht die Rede) und liefert eine neue, viel vollständigere Beschreibung von derselben Palme unter einem zweiten Namen. Erst viel später wird vielleicht entdeckt, dass auch die zuerst gemachte Fruchtbeschreibung mit zugehörigem Namen zu dem zweiten Namen gehört; dann soll, da auf den Namen selbst ja an sich nichts ankommt, doch der erste Name beibehalten und der zweite eingezogen werden, sofern (nach meinem Zusatze!) der zweite Name nicht inzwischen in der Botanik längst eingebürgert und allseitig im Gebrauch befindlich, der erste Name aber bei seiner mangelhaften Unterlage stets unbekannt geblieben ist. Was nützt es, wenn man sich in letzterem Falle den Zwang einer Umänderung auferlegen wollte? Die Namen sind zu unserem Gebrauche, aber nicht unsere Mühe und Arbeitskraft zum Studium der Namen da.

Namensänderungen, oder vielmehr Hinzufügungen neuer Namen zu den alten, dürfen nach meiner Meinung nur veranstaltet werden, wenn das phytographische System zum Ausdruck des ungleichen Ranges verschiedener Sippen ihrer bedarf

Ein Beispiel mag dies erläutern: Die grosse tropisch-amerikanische Gattung *Cocos* ist sehr formenreich; ein kleiner Formenkreis von ihr zeigt sich besonders abweichend und ist schon lange unter dem Namen *Glaziova* hervorgehoben. Stellt man *Glaziova* als besondere Gattung *Cocos* gegenüber, so ist die Sache damit abgethan. Hält man aber ihre Unterschiede im Vergleich mit den übrigen Verwandten der Gattung *Cocos* für zu gering, so bildet *Glaziova* eine Untergattung; nunmehr ist es nöthig, die übrigen Gruppen von *Cocos* ebenfalls zu einer oder mehreren Untergattungen zu erheben und für sie eventuell neue Namen zu erfinden. Neue Namen zu erfinden ist in diesem Fall nicht nöthig, da solche schon vorliegen, und so werden diese: **Langsdorffia*, **Syagrus*, **Platenia* mit * *Glaziova* zusammen die Untergattungen zu bilden haben. Hält man diese Gliederung für natürlich, so muss man ihr conform auch die übrigen Cocoineen-Gattungen abgrenzen. Da sind nun *Attalea*, *Maximiliana* und *Scheelea* Formenkreise, welche unter sich genau so zusammenhängen, wie die genannten 4 Untergattungen von *Cocos* unter sich. Jetzt würde es also nöthig werden, diese drei unter einem gemeinsamen Gattungsnamen zusammenzufassen, zu dem sich der älteste von ihnen, *Attalea*, aus vielerlei Gründen am besten empfiehlt. Für die Arten, welche jetzt zu *Attalea* im engeren Sinne, nämlich nach Ausschluss von *Maximiliana* und *Scheelea* von dieser Gattung, gerechnet worden sind, wird dadurch aber ein eigener Untergattungsname nöthig, den ich mit **X* bezeichnen will. Wir haben dann diesen Kreis von Palmen unter *Attalea*, mit **X*, **Maximiliana* und **Scheelea* als Untergattungen, ganz gleichwerthig wie *Cocos* zusammengezogen und in sich gegliedert. — Nun gehen aber die Ansichten über solche Gliederung sehr leicht auseinander und ein anderer Autor könnte leicht Neigung verrathen, einen Theil der Untergattungen als selbständige Gattungen neben *Cocos* und *Attalea* aufzustellen: wenn er dazu gute Gründe hat, mag er es thun; alle Speciesnamen, die dann bisher unter *Cocos* und *Attalea* selbst aufgeführt wurden, fallen dann ohne weiteres an die betreffenden selbständig gemachten Untergattungen. Hier muss Freiheit bestehen, seine Meinung kurz auszudrücken, und man muss die Schwierigkeiten, welche die verschiedenen und sich allmählich klärenden Ansichten über Coordination und Subordination einzelner Sippen für die Namensgebung mit sich bringen, ertragen, muss also z. B. den Namen *Glaziova insignis* für ebenso berechtigt halten als *Cocos insignis*, bis eine Einheit der Meinungen sich allmählich, schon durch die Gewalt des Usus, herausgestellt hat.

Die Sache wäre auch viel einfacher und hätte zu viel weniger Streitfragen geführt, käme nicht die Citirung der Autoren hinter den Namen dazu. Dadurch wird nun den Namensgebungen auch — leider! — eine persönliche Bedeutung beigelegt; man spricht von den »Verdiensten« eines Schriftstellers, die es nöthig machen, seinen Namen hinter dem einer Species auch womöglich dann noch zu nennen, wenn er dieselbe ganz falsch erkannt und in einer ganz unzugehörigen Gattungssippe untergebracht hat. Für mich giebt es nur einen Gesichtspunkt in dieser Angelegenheit, den nämlich, dass der Autorname nichts bedeutet als einen abgekürzten Literaturhinweis und ohne Literatur überhaupt hinfällig ist. So ist die Auffassung auch in älteren Phytographien gewesen weit in unser Jahrhundert hinein, bis in neuester Zeit erst der merkwürdige, oft geradezu schwindelhafte Streit um die Autorschaften und Autorencitate begonnen hat. — Als Beispiel richtigen Citirens der Autoren theile ich die Diagnosen der drei oben (pag. 212 mit Figur 1) besprochenen *Dryas*-Formen aus HOOKER's *Flora boreali-americana* I. 174 mit:

1. *D. octopetala; foliis oblongo-ovatis profunde crenato-serratis basi obtusis subtus albo-tomentosis venis nudiusculis prominentibus, calycis segmentis linearibus (floribus albis).* — LINNÉ Sp. Pl. pag. 717.

2. *D. integrifolia; foliis oblongo-ovatis basi latioribus cordatis integerrimis seu inferne solummodo paucidentatis subtus albo-tomentosis vix venosis, calycis segmentis linearibus, (floribus albis).* — VAHL, Act. Soc. Hafn. IV. prs. II., pag. 177.

3. *D. Drummondii; foliis ellipticis basi subattenuatis crenato-serratis subtus venisque prominentibus niveo-tomentosis, calycis segmentis ovatis, (floribus luteis).* — RICHDSON. Mss. — HOOK. in Bot. Mag. t. 2972.

Es ist hier ganz richtig und unerlässlich auf die phytographischen Werke, selbst auf die Sammlungsetikette von RICHARDSSON hingewiesen, wo die Speciesnamen zuerst angewendet sind; aber man sieht, die eigentliche Arbeit der Diagnose fällt HOOKER als neuem Autor zu. Ich selbst ziehe, wie pag. 256 ausführlich besprochen wurde, Art 1 und 2 zusammen und stelle dieser Sammelart *D. Drummondii* gegenüber, verwandle daher den ersten Artnamen in den ebenfalls von VAHL herrührenden Unterart-Namen *D. *chamaedryfolia*; daher ist meine Auffassung von LINNÉ's *D. octopetala* eine andere als die von HOOKER, mein Artbegriff ist weitergehend, da er auch *D. integrifolia* mit in sich schliessen soll. Jede dieser Meinungen ist gleich berechtigt, denn LINNÉ hat *D. integrifolia* selbst nicht gekannt.

Es ist übrigens nach dem Geiste der Phytographie LINNÉ's wahrscheinlich, dass dieser *Dryas octopetala* in dem von mir angenommenen weiteren Artsinne aufgefasst hätte. In den »*Species plantarum*« (2. Ausgabe pag. 717) ist *D. octopetala* mit der Diagnose »*floribus octopetalis, foliis simplicibus*« einer andern Art mit dem Namen *D. pentapetala* und der Diagnose »*floribus pentapetalis, foliis pinnatis*« gegenübergestellt. Diese letztere Art wurde von WILLDENOW (*Species plantarum*, II. 1117) mit dem Artnamen *anemonoides* zu *Geum* gebracht; denn damals wurde das Princip des ältesten Speciesnamens viel vernünftiger gehandhabt, als von vielen Autoren der Neuzeit; bei Versetzungen von Arten aus einer falschen Gattung in die richtige glaubte der Autor damals berechtigt zu sein den Speciesnamen dann zu verändern, wenn derselbe nur in Bezug auf die frühere falsche Gattung Sinn haben konnte: *Dryas pentapetala* war vernünftig, der Name *Geum pentapetalum* wäre, weil der Gattungscharakter von *Geum* 5 Petalen fordert, unvernünftig geworden. Damals huldigte man auch viel allgemeiner dem Grundsatz, dass Gattungs- und Artnamen eine feste Zusammengehörigkeit unter Verantwortung ihres Autors bilden, was vor wenig Jahren von BENTHAM mit grossem Rechte wieder gefordert wurde (vergleiche darüber meine Bemerkungen in Botan. Zeitg. 1879, Sp. 494).

Für die Auffassung von *Dryas octopetala* und *integrifolia* ist daher erst die Meinung von VAHL und HOOKER von Bedeutung, welche diese beiden Unterarten mit einander abwogen und *D. Drummondii* mit ihnen verglichen; dadurch kommen ja überhaupt erst die diagnostischen Charaktere zum Vorschein. Die Autorschaft von LINNÉ wird also entweder in dem von HOOKER oder in dem von mir hier ausgesprochenen Sinne falsch »zur Stütze« gebraucht; sie ist keine Stütze, sondern nur die Namensquelle. Um diese braucht aber nicht ein grossartiger Apparat von Mühe und Zeitverlust aufgewendet zu werden, und so scheint es nützlich, die Autoren nur mit der zugehörigen Literatur zur wahren Bezugnahme auf ihren phytographischen Standpunkt zu citiren, die conservative Richtung in der Nomenclatur aber auf die Namen allein, nicht auch auf ihre Erfinder, anzuwenden.

Geschieht dies, so wird dadurch um so leichter die laute Forderung der gegenwärtigen Phytographie erfüllt, unzweideutige Namen zu besitzen. Die Unzweideutigkeit kann nur durch Bezugnahme auf Werke gewonnen werden, welche den ganzen Formenkreis, dessen Sippen mit einander in Vergleich ge-

bracht sind, behandeln und klar sichten. Da verfährt jeder Autor anders, soll anders verfahren da, wo er Verbesserungen anbringen zu können glaubt; die Namen soll er so viel, als irgend angeht, conservativ behandeln, aber die Begriffe, die mit diesem Namen verbunden werden sollen zur wissenschaftlichen Verständigung, gestalten sich in seiner Hand um und zeugen im Allgemeinen vom Fortschritt der Systematik und ihrer formellen Darstellung, der Phytographie. Die Begriffe stellen aber das Wesen des ganzen Nomenclaturapparats dar, nicht die Namen selbst; nur um jene sind alle Anstalten, die zu langjähriger Sicherung und fortdauernder harmonischer Weiterentwicklung erfunden sind, zu Recht da.

Unter dieser Anschauung ist also selbstverständlich, dass, wenn ein Autor eine ältere Species aus einer falschen Gattung in die richtige versetzt hat, dann dieser, wenn überhaupt ein erster Autorenname hinzugefügt werden soll, als solcher zu figuriren hat. Das verlangt schon die Unzweideutigkeit. — Da aber oft von den »Verdiensten« der Autoren die Rede ist, denen die Citate gerecht werden müssen, so ist daran zu erinnern, dass jede spätere verbesserte phytographische Behandlung einer Sippe das Verdienst hat, mehr berücksichtigt zu werden als die ältere, weil sie die Arbeiten mehrerer Phytographen accumulirt. Ist die jüngere Arbeit schlechter als eine ältere, so wird sie einfach *ad Acta* gelegt, wie es mit jeder unbedeutenden morphologischen, anatomischen, physiologischen Arbeit geschieht. Ist es nicht zu merkwürdig, dass in den drei eben genannten Gebieten eine strenge und allseitig gerechte Censur sich international allmählich herausbildet, ohne die Actionsfreiheit des einzelnen Forschers zu beeinträchtigen, während in der Phytographie die schlechteste Arbeit irgend eines in fremden Ländern mit noch ungehobenen »neuen Arten« hausirenden Botanikers, welche Verwirrung in die schon theilweise gut gesichteten Pflanzenschätze zu bringen droht, wie ebenbürtig behandelt, und durch Heilighaltung seines Autornamens sanctionirt, ja dadurch notwendiger Weise zum Quellenstudium empfohlen wird? Und dass die Fehler, die er gemacht, nicht nur einmal bei ihrer ersten Berichtigung, sondern unausgesetzt durch die sie mitschleppende und einen Riesenballast darstellende Synonymik vielfältig gedruckt wiederkehren? Das grössere Verdienst ist in der Regel bei den Autoren, welche den derartig schlecht begründeten neuen Arten oder Gattungen Hand und Fuss verliehen haben; aber auch in diesem Verdienste werden sie von späteren Autoren abgelöst werden, welche auf ihren Schultern stehen, und so wünschenswerth es ist, wenn das Studium alter Quellen in den Naturwissenschaften empfohlen wird, so ist das hier durch Citiren des ältesten Autornamens gebrachte Opfer zu gross. Hat denn wohl nur die Hälfte jener Autoren, welche LINNÉ's Autorschaft citiren, auch nur in zweifelhaften Fällen sich in seine alten Diagnosen der *Species plantarum* hineingearbeitet? Citirt nicht der grösste Theil der neueren Autoren blind, indem sie irgend ein beliebiges Buch, auf das sie sich verlassen zu können glauben, abschreiben? Wäre es nicht von grösserem Vortheil, diese Autoren sagten in der Vorrede ihres vielleicht recht nützlichen Buches, sie hätten die Abgrenzungen der Gattungen, Arten, die Nomenclatur diesem oder jenem hochstehenden phytographischen Werke entlehnt, so dass dieses auch für sie mit seinem schweren phytographischen Apparate eintritt? Es ist hohe Zeit, dass die Phytographie sich losmacht von einer Fessel, welche schon jetzt aus einer Wohlthat zur Plage geworden ist und deren Inhalt, statt wie ursprünglich beabsichtigt, eine wissenschaftliche Quelle zu sein, in der Anwendung der Meisten zur hohlen Phrase herabgesunken ist.

III. Abschnitt.

Das Ordnungssystem der Phanerogamen.

§ 1. Die Entwicklungsreiche.

Die drei Entwicklungsreiche der Blüthenpflanzen, mit deren Unterscheidung in der Entwicklungsgeschichte der Erde wir uns schon unausgesetzt zu beschäftigen hatten, sind die angiospermen Monokotylen und Dikotylen, und als drittes die Gymnospermen mit nur zwei stark geschiedenen Klassen *Coniferae* und *Cycadineae*. Vor einem Jahrhundert war diese Theilung des natürlichen Systems noch nicht bekannt; Coniferen und Cycadeen, welche sich thatsächlich unter den Blüthenpflanzen am nächsten an einige typisch apetale, ja sogar achlamydeische Dikotylen anschliessen, rangirten damals unter den Dikotylen schlechthin, welche Jussieu an die Spitze des Phanerogamen-Systems gestellt hatte; hinter diesen hatte er die Monokotylen folgen lassen, auf letztere die Farne und die übrigen Reihen der Sporenpflanzen; auch P. de Candolle brachte bei seiner Umordnung des Systems hierin keine Aenderung hervor. Als nun durch die Erforschung des Befruchtungsaktes, durch genauere Kenntniss der Vorgänge bei der Pollenschlauch- und Embryosackbildung der Blüthenpflanzen mit grosser Sicherheit erkannt wurde, dass Coniferen zusammen mit Gnetaceen und Cycadeen in der morphologischen Entwicklung ihrer Blüthenorgane am tiefsten ständen und zu den Pteridophyten hin eine — morphologisch gedacht — deutliche »Verwandtschaft« zeigten, nahm man diese Ordnungen nach dem üblichen Zögern, welches jede nothwendige Umstellung aus gewohnter Reihenfolge begleitet, heraus und stellte sie zwischen Monokotylen und Pteridophyten an den Schluss der Phanerogamen, oder nach Anderer Meinung mit grösserem Rechte an den Anfang der »Archegoniaten«.

Schluss und Anfang sind hier, wo nur von den Blüthenpflanzen die Rede sein soll, so gemeint, dass die höchstentwickelten, also im allgemeinen die geologisch jüngsten Glieder den Anfang der Reihe, die einfachst gebauten und also am weitesten mit ihrer Verwandtschaft in die altvergangenen Perioden der Erdgeschichte hinabreichenden Glieder deren Schluss bilden sollen. Für die Betrachtung des Systems, so wie es fertig daliegt, ist diese Anordnung bequemer; phylogenetisch müsste sie natürlich die umgekehrte sein.

Nach dieser Reinigung der Abtheilung der Dikotylen, wodurch letztere mit den Monokotylen zusammen als Angiospermen den Gymnospermen gegenüber gestellt wurden, blieb aber sonst die Reihenfolge ungeändert; die Dikotylen standen nach wie vor an der Spitze, die Monokotylen folgten, die Gymnospermen bildeten den Schluss. Man hatte sich daran gewöhnt, diese Reihenfolge für »natürlich« zu halten, da man in früheren Zeiten das Herabsteigen vom Vollkommeren zum Unvollkommneren schon in den Ausdruck: *Dicotyledoneae, Monocotyledoneae, Acotyledoneae* (= *Pteridophytae* etc.), gelegt zu haben glaubte, und in allerlei völlig unbegründeten Dingen in den Monokotylen eine niedere Organisationsstufe zu finden vermeinte. Später kam dann der Einfluss der Paläontologie, in diesem Falle gleichfalls falsch verstanden, hinzu; es wurde bekannt, dass die Monokotylen so ziemlich eine Erdperiode älter seien als die Dikotylen; man brachte diese Thatsache mit der in den Systembüchern gewohnten Anordnung zusammen und machte den Rückschluss: »zuletzt von allen Hauptgruppen des Pflanzenreichs treten die Dikotylen als höchstorganisirte auf.«

Schon oben (pag. 184) habe ich die phylogenetische Unabhängigkeit der Dikotylen von den Monokotylen hervorgehoben und halte es aus mehrerlei Gründen für richtiger, die letzteren in dem Phanerogamen-System an die Spitze

zu stellen. Der hauptsächlichste Grund ist der, dass eigentlich nur die Dikotylen durch die Gymnospermen hindurch mit den höchst entwickelten Sporenpflanzen morphologisch zusammenhängen, nicht auch die Monokotylen, welche selbst ganz isolirt den Farnen gegenüber stehen und die verbindenden Zwischenglieder niederer Organisation in ihrer, eine Erdperiode länger als bei den Dikotylen erfolgten eigenen Entwicklung ausgelöscht zu haben scheinen. Dagegen sind von denjenigen Dikotylen, welche mit einiger Wahrscheinlichkeit als erste deutlich ausgeprägte Ordnungen in der Kreideperiode genannt werden können, noch ähnliche oder verwandte Organismen jetzt erhalten, nämlich Juglandeen, Cupuliferen, Myricaceen, Urticaceen im weiteren Sinne, und es ist also zur Erzielung einer natürlichen Reihenfolge geboten, Ordnungen dieses Charakters an den Schluss der Angiospermen und in nächste Verbindung mit den Gymnospermen zu bringen, zu denen sie thatsächlich mehr Beziehungen zeigen, als alles was man aus den Monokotylen von Hinweis auf gymnospermen Ursprung abstrahiren kann. Die Monokotylen zeigen directe Beziehungen nur zu den Dikotylen, die letzteren ausserdem aber noch directe Anknüpfungen an die Gymnospermen, und daher entspricht allein die Reihenfolge: *Monocotyledoneae — Dicotyledoneae — Gymnospermae* dieser Sachlage.

Nägeli hat in seiner »Abstammungslehre«, wie oben (pag. 251) angeführt wurde, von seinem Standpunkte aus den monokotylen Embryo für eine höhere Ausbildungsstufe erklärt als den dikotylen, was derselben Auffassung entspricht. — Verschiedene Autoren, besonders aber Strasburger[1]), sind vom embryologisch-entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte zu der Vermuthung gekommen, dass der Zusammenhang der monokotylen mit den blüthenlosen Gewächsen nicht direct in Gymnospermen zu suchen sei, sondern in von den Gymnospermen zunächst ausgegangenen Dikotylen, von welchen letzteren sich die Monokotylen unter Verkümmerung und Verlorengehen des einen Kotyledons abgezweigt hätten. Wäre diese Hypothese richtig, so würden die jetzigen Dikotylen von einer erneuten, der Ausbildung der Monokotylen um etwa eine Erdperiode folgenden Umbildung gymnospermer Gewächse zu Angiospermen ihren Anlauf genommen haben, wenn nicht jener alte dikotyle Urstamm von der Paläontologie bisher nicht bemerkt sich gleichförmig als solcher auch neben den von ihm abgezweigten Monokotylen forterhalten haben sollte.

Ebenfalls vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte aus hat später Solms-Laubach[2]) diese Meinung etwas zu modificiren gesucht, indem er im Anschluss an Studien über die Entwicklung abnormer monokotyler Embryonen für eine unmittelbare Ableitung sowohl der Monokotylen als Dikotylen von den Gymnospermen eintrat. »Einem ursprünglich vorhandenen Ringprimordium am Embryo würden die Kotyledonen polykotyler Coniferen entsprosst sein, deren Zahl bei anderen Gymnospermen auf zwei ringförmig den Vegetationspunkt umfassenden herabgesunken wäre. Bei den ursprünglichen Monokotylen würde aus dem Ringprimordium die Scheide, die nur einerseits sich zum Keimblatt verlängert und den Vegetationspunkt umgiebt (Beispiel aus der Gegenwart: *Commelineae)*. Bei den abgeleiteten Formen braucht dann das Insertionsareal der Lamina dieses Kotyledons nur unter gleichzeitigem Schwinden des Scheidentheils über den ganzen Scheitel sich zu verbreitern, um die seitliche Verschiebung des nun sehr spät er-

[1]) Die Coniferen und Gnetaceen, pag. 317, 318.

[2]) »Ueber monokotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt« in Bot. Ztg. 1878, Sp. 90.

kennbaren Vegetationspunktes zu Stande zu bringen.« (Dieses als phylogenetischer Zusatz von hypothetischer Bedeutung zu der in Bd. III, Thl. I dieses »Handbuches«, pag. 157 und folgenden behandelten »Embryologie« der Blüthenpflanzen. —)

Wie man also auch die Entstehung der angiospermen Embryone sich denken mag, man wird immer eher zu dem dikotylen als zu dem monokotylen gelangen und hat darin also Grund, die mit normalem monokotylen Embryo (typisches Beispiel: *Alisma* in Bd. III, Thl. I, Fig. 22 auf pag. 168) versehenen Pflanzen von den Gymnospermen in weiterem Abstande befindlich zu betrachten. Auch sonst lässt sich kein triftiger Grund für die früher behauptete niedere Organisation der Monokotylen anführen, obgleich sie nicht jene Mannigfaltigkeit zeigen wie die Dikotylen. Man vergesse nicht, dass die vielgerühmte Mannigfaltigkeit der letzteren auch mit daher rührt, dass viele Formen von niederem Blüthentypus sich unter solche von ausgeprägter Organisationshöhe mischen; wären die niederen Dikotylen verschwunden und wäre das Heer der dikotylen Calycifloren und Gamopetalen zur Alleinherrschaft gelangt, so wäre auch das dikotyle Reich monotoner Bei den Monokotylen scheinen aber thatsächlich die Typen niederer Organisation meistens verloren gegangen zu sein, was mit ihrer Fortentwicklung um die Zeit einer Erdperiode länger zusammenhängen mag. Gräser und Rietgräser, die oft als »unvollkommene« Blüthen betrachtet werden, zeigen sich durch Reduction vereinfachte hohe Organisationen; das Gynäceum, durch Abortus mit nur einer Samenknospe, welche noch dazu auf der Spitze des Torus steht, beweist dieselbe ebenso wie die Samenausbildung und vieles andere. Pflanzen aus der Gruppe der Araceen und der sich diesen anschliessenden Najadeen scheinen von bekannteren Ordnungen eher als Spuren einfacherer Organisation gelten zu können, obgleich dagegen die meist sehr bestimmt und verwickelt angeordneten Sprossverhältnisse sprechen. Einige andere monokotyle Ordnungen, welche von niederem Typus zu sein scheinen, sind zu unbekannt, als dass man viel an sie dächte, so z. B. die Triuridineen und Mayacaceen.

Die anatomische Entwicklung der Monokotylen, welche durch die Mannigfaltigkeit ihres mechanischen Stranggewebes ausgezeichnet ist und mit dessen Hülfe gigantische und zierliche Bildungen hervorbringt, die andererseits der dikotyle Typus nicht leisten kann, spricht wiederum — zumal im Vergleich mit den Gymnospermen — für eine von den anfänglichen Bildungen weiter abgerückte Stellung. — Während in der Zusammensetzung der Wälder die Monokotylen den Dikotylen auch in den Tropen selbst hinsichtlich der Masse mannigfaltiger Arten unterlegen sind, so sind doch andererseits die Gräser und Rietgräser von den Monokotylen, die durch ihre ausschliesslichste Geselligkeit in allen Florenreichen ausgezeichnete Pflanzenform.

Hinsichtlich ihrer Organisation und erdgeschichtlichen Entwicklung sind daher Mono- und Dikotylen als Schwestergruppen zu betrachten, welche unter einander noch sehr häufig durch repräsentative Aehnlichkeiten verbunden gemeinsame scharfe Grenzen gegen die jetzigen Gymnospermen besitzen, die direct oder auf Umwegen als ihr Ursprungsreich zu betrachten sind; von den beiden Schwestergruppen ist aber die kleinere, die der Monokotylen, weiter vom Ursprunge abgerückt. — Auch die Gymnospermen bestehen aus zwei ungleich grossen Schwestergruppen, aus den Coniferen (mit Einschluss der Gnetaceen) und den Cycadineen. Von ihnen nehmen ganz unzweifelhaft die Cycadineen die tiefste Stelle ein. Es ist eigentlich eine müssige Frage, ob der

Abstand zwischen diesen und den Coniferen für ebenso gross, grösser oder kleiner zu halten sei, als der zwischen Mono- und Dikotylen befindliche; denn die jetzt vorhandenen scharfen Charaktere der wenigen gymnospermen Ordnungen beider Gruppen gegeneinander beweisen nichts, weil eben die Mannigfaltigkeit fehlt. Wenn von den Angiospermen etwa nur die Palmen und die Rosaceen — Leguminosen uns lebend bekannt wären, würden uns die Differenzen zwischen Monokotylen und Dikotylen auch grösser erscheinen, als es jetzt bei soviel vorhandenen repräsentativen Aehnlichkeiten der Fall ist. Und es scheint, als ob in vergangenen Erdperioden auch unter den Gymnospermen vermittelnde Formen zwischen der Coniferen- und der Cycadeen-Gruppe existiert hätten. Der formellen Ausbildung des Systems wegen erscheint es jedoch vorzuziehen, den bedeutenden Unterschieden zwischen Coniferen (als deren Stamm angehörig die Gnetaceen betrachtet werden dürfen[1]) und Cycadineen Rechnung zu tragen und beide als eigene Entwicklungsreiche, conform den beiden angiospermen Reichen, zu betrachten. Alsdann haben wir folgende Gruppirung der Blüthenpflanzen:

1. Angiospermae monocotyledonae.
2. Angiospermae dicotyledoneae.
3. Gymnospermae coniferae.
4. Gymnospermae Cycadineae.

Die Charaktere der Angio- und Gymnospermen. — Nachdem im Band I dieses »Handbuches« unter der allgemeinen Morphologie der Phanerogamen im dritten Abschnitt die Verschiedenheit des Sexualaktes bei den Angiospermen und Gymnospermen[2]) in der Anlage und Weiterentwicklung der Befruchtungsorgane ausführlich behandelt worden ist, bedarf es jetzt zur Charakterisirung beider nur des Hinweises darauf. Die Unterschiede, die sich in dieser Hinsicht der vergleichenden Entwicklungsgeschichte geboten haben, sind so streng durchgreifend und haben so sehr die wirkliche Stellung beider Gruppen zueinander im System geklärt, dass durch sie erst die Lostrennung der bis dahin immer bei den Dikotylen stehen gebliebenen Coniferen unbedingt geboten wurde. Auch hat sich keine vermittelnde Uebergangsordnung gefunden; ja STRASBURGER, der auf dem Gebiete der phanerogamen Befruchtungslehre in neuerer Zeit die gründlichsten Untersuchungen geliefert hat, spricht sich dahin aus[3]), dass »die Vorgänge im Embryosack der Angiospermen sich als so verschieden von denjenigen im Innern des Embryosackes der Gymnospermen gezeigt hätten, dass eine directe Anknüpfung an die letzteren kaum mehr möglich erscheine.«

Dieser Hauptunterschied findet, wie das im natürlichen System nicht anders sein kann, in allen Organen der angiospermen und gymnospermen Entwicklungsreiche seine ausgiebige Stütze. Zwar folgt die Stammbildung der Coniferen und Gnetaceen mit ihrem Dickenwachsthum dem Typus der Dikotylen (und knüpft dadurch mit diesen wieder ein um so engeres Band systematischer Gruppenverwandtschaft als mit den Monokotylen); aber erstens ist ihre äussere Gliederung, z. B. die Quirlanordnung der Aeste bei vielen Coniferen und die

---

[1]) WARMING in seinem vortrefflichen *Haandbog i den systematiske Botanik* (2. Ausg. 1884) betrachtet Cycadeen, Coniferen und Gnetaceen als drei selbständige Gruppen von gleichem Sippenrange wie Monocotyledonen und Dicotyledonen.

[2]) Bd. I pag. 674—686 Sexualakt der Angiospermen, pag. 686—691 Sexualakt der Gymnospermen.

[3]) Ueber Befruchtung und Zelltheilung; Jena 1878. pag. 73.

Blattrosetten-Entwicklung bei den herangewachsenen Cycadeen, eine in den meisten Beziehungen bei den Angiospermen nicht wiederkehrende, sodass in der »Morphologie« (Band I, pag. 649) zwei gymnosperme Stammtypen unterschieden wurden, und zweitens besitzt die histiologische Structur[1]) der Gymnospermen wiederum einige Charaktere für sich, welche MARTIUS schon im Jahre 1835 als Abtheilungscharakter für sie benutzte. In seinem *Conspectus regni vegetabilis secundum characteres morphologicos* etc. bildete er 4 Hauptreiche: *Ananthae* (die Sporenpflanzen), *Monocotyledoneae, Tympanochetae* und *Dicotyledoneae*; die *Tympanochetae* oder »Porenzeller« stellen in 2 Reihen (*Circinantes* und *Acerosae* nach der Blattentwicklung benannt) die Gymnospermen dar.

Die Besonderheiten der Blattentwicklung bei den Gymnospermen gegenüber der reichen Mannigfaltigkeit der Angiospermen sind in diesem »Handbuch,« Bd. III, Thl. I, pag. 215—217 und 255 zusammengestellt; besonders hervorzuheben ist, dass die Cycadeen trotz ihrer meist eingerollten Vernation (»*Circinantes*« siehe Morphologie, Bd. I, pag. 650), durch welche sie den Farnen so ausserordentlich nahe kommen, dennoch in der Entwicklung dieser eingerollten Blätter mit Dikotylen, nicht mit den Farnen übereinstimmen.

Die Nervation der Blätter ist für die Mehrzahl der Gymnospermen charakteristisch, indem die einzelnen Fibrovasalstränge getrenntläufig sind und frei am Rande der Lamina enden; dies stellt den einfachsten Nervationstypus dar, welchem ausser den Gymnospermen nur rudimentäre und Wasserblätter der Angiospermen noch angehören[2]), nicht aber deren in voller Differenzirung zur Luft-Assimilation bestimmte Laubblätter. Diese besitzen dagegen bei den Angiospermen ein Maschensystem in den Nerven, aus parallelen Streifen mit Queranastomosen (Monokotylen), oder aus verschiedengestaltigen Maschen mit feinen Nervenausläufern mitten in denselben (Dikotylen) gebildet. Von den Gymnospermen machen nur *Gnetum* und die Cycadee *Stangeria* eine Ausnahme durch netzaderige, den Dikotylen nahe kommende Nervation, während die berühmte Gnetacee *Welwitschia mirabilis* eine Nervenanordnung im Blatte zeigt, welche sowohl für Monokotylen als Dikotylen eine Ursprungsform darstellen könnte, nämlich rechteckige Maschen aus Parallelnerven mit winkligen Queranastomosen gebildet, von denen aus der Winkelspitze des Anastomosenbündels oft noch ein kurzes Nervenende frei in die Masche hineinläuft[3]) — Die Nadelblätter der meisten Coniferen haben die einfachste Struktur eines einfachen oder paarigen Nerven, der vom Grunde bis zur Spitze durchläuft; *Phyllocladus* erregt den Anschein einer fiederigen Nervation, aber seine fiedertheiligen assimilirenden Organe sind blattartige Zweige (»Cladodien«), in der Achsel normaler mit nur einem medianen Bündel ausgerüsteter Nadeln[4]); auch die breiten Blätter des japanesischen *Gingko, Salisburia adiantifolia* aus der Ordnung der Taxaceen, besitzen kein anastomosirendes Netzwerk sondern getrennt aus dem verschmälerten Blattgrunde zu der breiten zweilappigen Spitze unter wiederholten Gabeltheilungen verlaufende Nerven, wie Figur 15 zeigt; ganz ähnlich manche breitblättrige Cycadeen, z. B. *Encephalartos.* Auch der Querschnitt dieser im Blatt verlaufenden gymnospermen Fibrovasal-

[1]) Da die vergleichende Anatomie der höheren Gewächse vom systematischen Standpunkte aus bisher in diesem »Handbuch« fehlt, so muss für die Einzelheiten stets auf A. DE BARY's *Vergleichende Anatomie d. Vegetationsorg. d. Phanerog. u. Farne* verwiesen werden.

[2]) Siehe A. DE BARY, Vergl. Anatomie pag. 312.

[3]) Siehe die Figur 145 in DE BARY, Vergl. Anatomie pag. 314.

[4]) Vergl. die Figuren bei GEYLER, Botanische Mittheilungen, Frankfurt 1881; Taf. 1 u. 2.

stränge hat wiederum einige histiologische Besonderheiten, welche, weil sie nicht einfache Anpassungserscheinungen an äussere Verhältnisse sondern inhärente Strukturen enthalten, dem systematischen Theile der vergleichenden Anatomie angehören.

Zu den Blüthen übergehend ist zunächst zu erwähnen, dass die grösste Zahl der Gymnospermen Einzelblüthen besitzt; sind Blüthenstände vorhanden (z. B. die verzweigte Staubblätter tragenden Kätzchen von *Taxodium*, *Podocarpus*, Aehren von *Ephedra*), so gehören dieselben zu den einfachsten traubigen, ährigen, dolden- oder rispenförmigen Anordnungen. Erst bei den Angiospermen treten neben Einzelblüthen die zahlreichen, in der »Morphologie« (Bd. I, pag. 695—703) geschilderten verwickelteren Verhältnisse mit Hinzufügung geordneter Systeme von Deck- und Vorblättern auf.

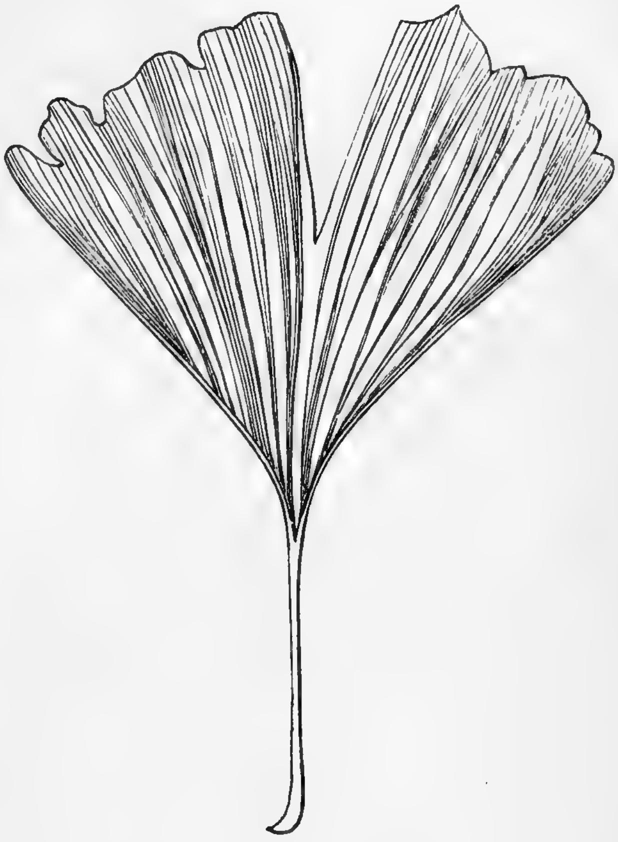


Fig. 15. (B. 513.)

Blatt von *Salisburia adiantifolia* in natürlicher Grösse. Ein Mittelnerv fehlt; der rechte und linke Blattrand enthält die Bündel, welche von da allmählich gegen die Spitze ausgesendet werden. (Die wiederholten Dichotomien dieser Nerven treten im Holzschnitt nicht mit wünschenswerther Klarheit hervor).

Das Perianthium, bei den Angiospermen in der grössten Mannigfaltigkeit entwickelt und nur ganz selten durchaus fehlend in den achlamydeischen Blüthen, ist bei den Gymnospermen ganz und gar nicht entwickelt (Cycadineen, Coniferen), oder nur durch ein kleines, aus zwei verwachsenen grünen Blättchen bestehendes »Perigon« vertreten (Gnetaceen); dieses darf man hier, da es bei den Coniferen oft durch ein letztes gegenständiges Hochblattpaar angedeutet wird, und da es mit den letzten Vorblättern der Blüthen alternirt, unbedenklich als einfachsten »Kelch« ansehen und die Unterschiede zwischen Gymnospermen und Angiospermen dadurch verstärken, dass man ausdrücklich den Besitz einer Corolle oder auch nur der schwächsten corollenartigen Anläufe auf die Angiospermen beschränkt.

In Bezug auf die Entwicklungsgeschichte der Blüthe, von der eine Reihe einzelner Züge das über die fertige Form gesagte wesentlich ergänzen, ist auf die »Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane« in Th. I dieses dritten Bandes zu verweisen, wo Göbel pag. 274—277 die Gymnospermen, und pag. 277—330 die Angiospermen besprochen hat. Die Einfachheit der gymnospermen Blüthenconstructionen zeigt sich schon in den wenigen Seiten, welche ihrer Entwicklungsgeschichte gewidmet sind, während die Mannigfaltigkeit der Angiospermen ein ganz anderes Beobachtungsmaterial liefert. — Stellenweise finden sich, wie das bei verschiedenen Autoren nicht anders sein kann, andere Auffassungen bei Göbel, als sie hier auseinandergesetzt sind; so besonders pag. 288, wo nach einer Auseinandersetzung über das Perianthium von *Hepatica* ganz in dem hier gegebenen Sinne (vergl. oben, pag. 247 mit Fig. 11) und nach anderen Schilderungen, die der vergleichenden Organographie entnommen sind, dennoch zu Beginn des III. Absatzes der Blüthenentwicklung (Entwicklung der Blumenkrone) gesagt wird: »Kelch und Corolle sind, wie aus dem oben für die Ranunculaceen Erwähnten hervorgeht,

correlative Begriffe. Von einer Blumenkrone kann man eben nur dann sprechen, wenn ein Kelch vorhanden ist. Nicht die von der der Laubblätter abweichende Färbung bildet also das charakteristische Kennzeichen der Blumenkrone, sondern die Stellung innerhalb der Blüthe.« — Hiergegen habe ich in den »Principien der natürlichen Systematik« die Theorie aufgestellt, die, wie ich glaube, von mehreren vergleichenden Morphologen getheilt und hier und da schon in älteren Werken als gelegentliche Bemerkung gefunden wird, dass die Corolle umgebildete Staminen oder Staminaltheile seien. Dem von mir ausführlich behandelten Beispiele von den Ranunculaceen, wobei die petaloide Umbildung der Nectarien zur Corollenbildung Veranlassung gab und wo es sich nur um eine Art und Weise von Corollenbildung handelte, ist aus GÖBEL's »Entwicklungsgeschichte«, pag. 292, noch der Hinweis auf eine zweite, sehr differente Umbildungsweise hinzuzufügen, nämlich das Beispiel von *Zostera, Ruppia, Potamogeton*; diese Reihe zeigt die Entstehung einer Corolle aus dem Connectiv der Antheren in Schuppenform bis zum Auftreten völlig freier Blättchen, welche natürlich die Staminen von der Mitte decken anstatt mit ihnen abzuwechseln. Eine solche Bildung würde nach meiner Ausdrucksweise ebenfalls nicht als Perigon bezeichnet werden, sondern als Corolle schlechthin oder besser als »Staminalhülle«.

Ebenso sind die Gymnospermen streng diclin und zeigen nur in ihrer höchsten Ordnung, in den Gnetaceen bei *Welwitschia*, einen noch nicht vollendeten Anlauf zur Monoclinie, während die letztere bei der Mehrzahl der Angiospermen sich findet und trotzdem das Princip der vermiedenen steten Selbstbefruchtung bei diesen aufrecht gehalten wird.

Schon nach diesen kurzen Bemerkungen könnte daher eine Verwechslung von irgend welchen gymnospermen Blüthen mit angiospermen nur da stattfinden, wo bei einzeln stehenden oder zu botrytischen Inflorescenzen einfachster Art angeordneten Blüthen ohne Corolle zugleich Diclinie herrschte; in diesen Fällen sind dann die Sexualorgane selbst entscheidend. — Die Pollenkörner erleiden bei den Gymnospermen vor der Verstäubung eine einfache oder wiederholte Theilung ihres Inhaltes, von dem die Hauptzelle zum Pollenschlauch auswächst, während der Rest ein rudimentäres männliches Prothallium vorstellt. Die Körner selbst entstehen häufig auf der Unterseite unzweifelhafter Blätter in einer Weise, welche wenigstens bei Cycadeen und Coniferen mit der Sporangienbildung der Pteridophyten übereinstimmt; auch die Form und Anordnung dieser »Pollensäcke« auf dem sie producirenden Staubblatte entspricht noch vielfach den Verhältnissen der Pteridophyten. Erst die Angiospermen zeigen allgemein die Form der aus dem Blatttypus hoch umgewandelten dithecischen Anthere mit Pollenkörnern, welche höchstens noch eine rudimentäre Zelltheilung im Innern erfahren. Dies ist in der »Morphologie« (Bd. I, pag. 674—677, 687) und in der »Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane« von GÖBEL (Bd. III, Th. I, pag. 393—399) ausführlicher geschildert. —

Die Samenknospen der Gymnospermen, in der Mehrzahl der Fälle atrop oder seltener anatrop und meist nur mit einem Integument versehen, entspringen entweder an den freien Rändern oder auf der Oberseite ihrer Ovarien frei und unbedeckt, oder sie stehen an Placentagebilden in der Achsel der eigentlichen Ovarien, welche dann »Deckschuppen« genannt werden (s. oben, pag. 241, Fig. 5), oder endlich auf dem Ende der umgewandelten Blüthenachse selbst, niemals aber in ein von den Ovarien gebildetes Gehäuse, das Germen, eingeschlossen. Nach der Befruchtung können die Ovarien sich wohl beträchtlich vergrössern und durch festen Anschluss an einander die Samen verbergen, aber auch zur Fruchtzeit bilden sie, zu Carpellen herangereift, kein geschlossenes Pericarpium, sondern weichen einfach aus einander, um die Samen ausfallen zu lassen, wenn diese nicht etwa überhaupt an den Fiederzipfeln der Carpelle oder am Torus

fortwährend frei und offen sich entwickelt haben. Diesem Charakter ist, als dem am meisten augenfälligen, die Bezeichnung der Gruppe als Gymnospermen entlehnt, und ihr ist der Name Angiospermen mit entgegengesetztem Charakter gegenübergestellt. Die letzteren sind durch das Germen, d. h. durch die stets von den Ovarien gebildete Höhlung ausgezeichnet, in welcher die Samenknospen entstehen, unter Vermittelung von Stylus und Stigma befruchtet werden und zum Samen heranreifen; die Samen sind ebenso von dem Pericarpium umhüllt und fallen entweder mit diesem zusammen ab (Achänien, Nüsse, Beeren etc.), oder werden durch einen besonderen Ejaculations-Mechanismus der trockenen Pericarp-Wände ausgestreut (Kapseln mit Dehiscenz).

In den Samenknospen selbst finden dann vor und während der Befruchtung jene bei Gymno- und Angiospermen verschiedenartigen Entwicklungen statt, welche bei Beginn dieser Zusammenstellung der Unterschiede beider Gruppen als charaktergebend bezeichnet wurden.

In den Embryonen der Gymnospermen und Angiospermen selbst liegen keine durchgreifende Unterschiede, da sich die der ersteren vielfältig an die Dikotylen anschliessen, den Monokotylen dagegen fern bleiben. Zwar hat man in der anderen Benennung für Gymnospermen: Polykotylen, die sie mit den beiden angiospermen Entwicklungsreihen in Namens-Correlation bringen sollte, auf die Eigenthümlichkeit vieler Coniferen hingewiesen, einen Quirl von Kotyledonen zu entwickeln; aber erstens findet sich derselbe auch ausnahmsweise bei Dikotylen, und zweitens ist der Embryo bei Gnetaceen und Cycadeen immer mit nur zwei Kotyledonen behaftet und auch bei den Coniferen dikotyl in der Ordnung der Taxaceen und meistens der Cupressaceen.

Doch sind immerhin Charaktere genug vorhanden, um die durchgreifende Verschiedenheit der Gymnospermen und Angiospermen in der Mehrzahl ihrer Organe sicher zu erkennen und die hier eingetretene tiefe Lücke im System unzweifelhaft festzustellen. Denn, wie schon hervorgehoben, es giebt zwar verbindende morphologische Erscheinungen, welche zumal zwischen Dikotylen und Coniferen × Gnetaceen eine Annäherung verrathen, aber keine Uebergangs formen, welche mitten zwischen ihnen die Schärfe der Charaktere verwischen.

Es ist noch eine Bemerkung über ein anderes Princip der Eintheilung der Phanerogamen hier einzuschalten, welches seit SCHLEIDEN und HOFMEISTER viel von sich hat reden machen und dem zunächst wiederum CARUEL[1]) gefolgt ist. Diese Idee zweigt zunächst innerhalb der Phanerogamen, wie überall, die Gymnospermen ab, ohne aber die übrigen als Angiospermen diesen ungetheilt gegenüber zu stellen. Es wird im Gegentheil noch eine andere kleine Gruppe, welche CARUEL »*Anthospermae*« nennt, als gleichwerthig zwischen Gymnospermen und Angiospermen eingeschaltet, und nun erst das letztere Entwicklungsreich in Dikotylen und Monokotylen eingetheilt; folgerichtig stehen dann auch in diesem System die Monokotylen ebenso wie nach den hier entwickelten Anschauungen an der Spitze des Systems. Diese *Anthospermae* stützt CARUEL auf die Loranthaceen mit den gewöhnlich zu derselben Ordnung gerechneten Visceen, und betrachtet sie als eine Mittelbildung zwischen den Gymnospermen und den dikotylen Angiospermen. Es kommt dabei wesentlich auf die Deutung des Gynäceums jener Loran-

[1]) T. CARUEL: Pensées sur la Taxinomie botanique; ENGLER's botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte etc. Bd. IV. pag. 549 und ff.; s. besonders pag. 577—580. — Die ganze Abhandlung, zuerst im 10. Bde. der Mem. dei Lincei 1882 in italienischer Sprache erschienen, verfolgt vielfach dieselben Zwecke wie die hier vorliegende; in dem allgemeinen Theile, hinsichtlich der Classificationsprincipien, Nomenclatur etc. kommt der Verf. vielfach zu ähnlichen Schlüssen wie ich selbst, in anderen Punkten herrscht mehr oder minder grosse Abweichung der Ansichten. Es möge daher die Abhandlung selbst zu diesem Zweck verglichen werden, um eine Besprechung und Vergleichung ausführlicherer Art hier unnöthig zu machen.

thaceen an, da der Aufbau der ganzen Pflanze, die äussere Entwicklung der Blüthen und Früchte, die Structur der Pollenkörner und andere wesentliche Vergleichsstücke typisch dikotyl sind. Man hatte ihnen (gestützt besonders auf HOFMEISTER's entwicklungsgeschichtliche Untersuchung) eine nackte, offen in unvollständigem Germen daliegende Samenknospe zugeschrieben, welche mehrere Embryosäcke, und in diesen die Samen erzeugte; diese ganze Anordnung vergleicht CARUEL mit *Welwitschia* unter den *Gnetaceen*. Es ist aber seit TREUB's ausführlichen Darlegungen der Entwicklung von den Embryosäcken und Samen bei Loranthus sphaerocarpus[1]) die andere, ebenfalls schon früher gehegte Anschauung unzweifelhaft als allein berechtigt anzuerkennen, nach welcher die »nackte Samenknospe« der Loranthaceen eine Placenta ist, welche in baldiger Verschmelzung mit den sie umgebenden Ovarien unter ihrer Epidermis (3) rudimentäre Samenknospen, d. h. solche, welche sich in ihrer Form nicht vom Placentargewebe abheben, erzeugt mit ausserordentlich verlängerten Embryosäcken, in denen auf normalem Befruchtungswege Samen angelegt werden. Es erscheinen darnach die Loranthaceen als Verwandte der Santalaceen, welche integumentlose Samenknospen an freier Centralplacenta entwickeln, und welche auch CARUEL den Dikotylen zurechnet. Was daher als ein höchst ausgezeichneter Klassen- und Ordnungscharakter auftritt, ist nicht berechtigt, ein Entwicklungsreich im Sinne einer phylogenetisch niederen Stufe abzuscheiden. —

Die Charaktere der Monokotylen und Dikotylen. — Es handelt sich nun darum, innerhalb der Angiospermen die Eigenthümlichkeiten der beiden unterschiedenen Entwicklungsreiche zu untersuchen. Es ist zuweilen die Meinung laut geworden, dass dieselben gar nicht so grundverschieden seien, um als zwei unantastbare Gruppen festzustehen; es sind auch wirklich gewisse »Uebergangsformen«, wenigstens hinsichtlich einiger Organentwicklungen, aufgefunden. Trotzdem halte ich es für richtig, beide Reiche als streng geschieden aufrecht zu halten und die genannten Uebergangsformen der repräsentativen Aehnlichkeit zuzuweisen, oder als letzte Hinweise darauf, dass aus verwandten Stammvätern die Monokotylen und Dikotylen entsprossen sind, zu betrachten. Denn bei verwandtem Ursprunge ist es erklärlich, dass das Umbildungsvermögen in einer Weise einseitig vorschreitet, welche nahe an den Schwestertypus heranstreift.

Der wichtigste Charakter, der vor einem Jahrhundert als *criterium dignoscendi* angenommen wurde und schon damals mit verhältnissmässig wenigen Fehlern zur Durchführung kam, ist die Ausbildung des Embryo im Samen, bezüglich dessen Keimung in den Fällen, wo seine Entwicklung im Samen selbst auf noch zu tiefer Stufe stehen bleibt. Zwar können die Verschiedenheiten hinsichtlich seiner Grösse und relativen Ausbildung zur Zeit der Samenreife, seiner Lage und Richtung im Samen, welche in der »Morphologie« (Band I, pag. 747—748) erklärt wurden, sowohl bei Dikotylen als Monokotylen in gleicher Weise vorkommen, aber zwei gemeinsame Unterschiede sind fast ausnahmslos geblieben: die monokotylen Embryonen besitzen, wie ihr Name sagt, nur ein grosses Keimblatt, welches bei seiner Entwicklung die ganze Fläche der jungen Achse zum Ansatz nimmt und auf dieser apical steht, so dass der Vegetationspunkt des Pflänzchens unter der in den Kotyledonen sich umbildenden Gewebespitze sich seitlich, aus einer deutlich schon in den ersten Zelltheilungen erkennbaren Zellgruppe, am Embryo bildet und später ebenso lateral, mit einer dem ersten Keimblatt opponirten Richtung, das zweite Blatt[2]) entwickelt und so in Alternanz weiter. Die dikotylen Embryonen besitzen dagegen ihrem Namen zu Folge zwei scharf gegenständige, in gleicher Insertionshöhe sich in den Stengelumfang genau theilende Keimblätter, zwischen denen der Stengelvegetationspunkt frei bleibt

[1]) Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, vol. II, part. 1, pag. 54—73; s. besonders pag. 64.

[2]) Dasselbe ist wie die folgenden noch nicht vollentwickelten Laubblätter als »Primärblatt« zu bezeichnen, führt weniger gut die ältere Bezeichnung »Primordialblatt«.

und die folgenden Laubblätter entwickelt; diese Primärblätter sind in sehr vielen Fällen mit den beiden Keimblättern scharf opponirt-decussirt und setzen dann entweder in der voll entwickelten Laubblattregion in eine spiroidische Phyllotaxis um oder bleiben in der opponirt-decussirten Stellung als rectiseriirte Blätter zeitlebens erhalten.

Diese Entwicklungsweise ist in GÖBEL's vergleichender Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, Thl. I dieses Bandes, pag. 160—176, ausführlich und mit Hinzufügung der Ausnahmeerscheinungen geschildert; hier ist darauf zu verweisen, da alle diese vergleichenden Untersuchungen von systematisch höchster Bedeutung sind.

Man hat sich anfänglich an die Zahl der Kotyledonen gehalten, weil sich diese am leichtesten feststellen liess. Wichtiger erscheint uns jetzt sowohl die Anheftungsweise der Kotyledonen als die Lage des Vegetationspunktes der jugendlichen Pflanze, welche lateral bei den Monokotylen, apical bei den Dikotylen ist. Der Name für die Gruppen, der Zahl der Keimblätter entlehnt, hat sich zum Glück unverändert erhalten von JUSSIEU bis jetzt: *Plantae Monocotyledoneae* und *Dicotyledoneae*, woraus sich bei dem häufigen Gebrauche dieser Gruppennamen die Wörter Mono- und Dikotylen abgeschliffen haben.

Ganz ausnahmslos sind diese Entwicklungsweisen nicht; einige Ordnungen, welche ihrem sonstigen Verhalten nach unzweifelhaft zu dem einen oder anderen Entwicklungsreiche gehören, zeigen Anomalien in ihrer Embryonalstruktur. Zuweilen sind dieselben rein biologisch und dann ebenso aufzufassen, wie dass sowohl die dikotyle *Utricularia* als die monokotyle *Ruppia* in ihrem Embryo als schwimmende Wasserpflanzen keine Wurzelanlage ausbilden. Dahin gehören also zunächst die vereinfachten Entwicklungsweisen der Samen von parasitischen und saprophytischen Pflanzen, welche sich z. B. bei Orobancheen, Monotropeen, Orchideen, Triurideen u. a. in gewissen Punkten gleichmässig für dikotyle und monokotyle Ordnungen zeigen und in der Phytographie schlechthin durch den Charakter »*Embryo indivisus*« bezeichnet zu werden pflegen. Auch die schon in der »Morphologie« (Bd. I, pag. 748) gelegentlich angeführten höheren Zahlen von Kotyledonen bei der »monokotylen« *Cryptocoryne ciliata* und dem »dikotylen« *Ceratophyllum* gehören als solche Ausnahmserscheinungen hierher. Leicht verständlich sind die Ausnahmen, welche einzelne Dikotylen durch Abortus eines der beiden Kotyledonen erzielen, obgleich beide im ersten Entwicklungsstadium gleichmässig angelegt waren und in Folge davon auch der Vegetationspunkt apicale Stellung erhalten hat. Eins der am besten untersuchten und am längsten bekannten Ausnahmebeispiele dieser Art liefert *Trapa natans.*

Die Keimung und Weiterentwicklung dieser merkwürdigen Dikotyle ist von BARNÉOUD (Annales des Sciences naturelles, III Sér., Bd. IX, pag. 222—244) i. J. 1848 ausführlich geschildert und kehrt seitdem öfter in vergleichenden Zusammenstellungen wieder, wie noch jüngst in SCHENCK's Biologie der Wassergewächse, pag. 147 mit Fig. 17 auf Taf. II. — Der Embryo besteht aus der Radicula und aus einem am Cauliculus sitzenden sehr grossen und dicken herzförmigen Kotyledon, welcher fast das ganze Innere der Nuss ausfüllt und mit Stärke gefüllt für die Keimungszeit den Reservespeicher darstellt, auch schon zarte Fibrovasalstränge im Inneren besitzt. Der zweite Kotyledon ist ausserordentlich klein und fällt dem ersten gegenüber fast weg; zwischen beiden sind zwei Knöspchen eingeschlossen, deren eine den Vegetationspunkt der Hauptachse, die andere eine Seitenknospe in der Achsel des grossen Kotyledons darstellt. Bei der Keimung bleibt der grosse Kotyledon grösstentheils im Innern der Nuss stecken, schiebt aber an seinem unteren Ende den Cauliculus mit Radicula, dem zweiten Kotyledon (als winzigen Gewebehöcker) und den zwei Knöspchen aus der Nuss heraus, worauf sich die 2 Knöspchen zu zwei beblätterten Stengeln entwickeln. Nachträglich ist auch der zweite Kotyledon im Stande, eine Achselknospe als dritten Stengel anzulegen. — Denken wir uns die Reduction des rudi-

mentären zweiten Kotyledons bis zum Verschwinden vollzogen, so hätten wir — abgesehen vom noch nicht seitenständigen Stengelvegetationspunkt — schon vielfach an die Keimung von Monokotylen, z. B. von Palmen, erinnernde Vorgänge. Es legen solche Fälle so wie so den Gedanken an die Möglichkeit nahe, dass der laterale Stengelvegetationspunkt ächter Monokotylen durch vollständigen Abortus des Stengelvegetationspunktes selbst mit dem zweiten Kotyledon entstanden sei, und dass der auswachsende monokotyle Stengel die primäre Axillarknospe in der Achsel des grossen, allein übrig gebliebenen Kotyledons darstelle.

Während aber bisher keine Dikotyle mit richtig lateral angelegtem embryonalen Stengelvegetationspunkt bekannt geworden ist, lieferte Solms-Laubach[1]) in einer Untersuchung der Dioscoreaceen, Commelinaceen und wahrscheinlich auch Taccaceen Beispiele von Monokotylen, bei denen in früher Anlage ein apicaler Vegetationspunkt vom dikotylen Typus sich zeigt, ohne allerdings seine anderen monokotylen Eigenschaften zu verlieren.

Der Embryo der Dioscoreaceen hat im fertigen Zustande eine derartige Form, dass man versucht sein konnte, ihn als wirklichen Uebergang zwischen mono- und dikotyler Ausgliederung zu betrachten; so haben Dutrochet und Beccari ihn als mit 2 Kotyledonen versehen bezeichnet, von denen der eine rudimentäre bei der Keimung als häutiger Lappen sichtbar werdend aus dem Samen hervortritt, während der andere normal nach monokotylem Typus entwickelte im Endospermkörper stecken bleibt. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung hat es anders gezeigt: Der Embryo entwickelt von Anfang an nur einen einzigen Kotyledon, und zwar aus einer ringwallartigen Randpartie rings um den leicht verflachten Vegetationspunkt, welcher endständig ist und in seiner Anlage nicht dem von *Alisma* gegebenen Schema folgt. Der einzige Kotyledon erhebt sich an einer Seite zu einer hohen Zunge, während sich dem Zungentheile gegenüber sein Scheidenrand wulstartig verdickt, am stärksten in der Mediane. Hierdurch kann der Anschein entstehen, als ob zwei Kotyledonen angelegt wären, ein grosser und ein rudimentärer. Dieser »rudimentäre«, d. h. der Scheidentheil des Kotyledons, wächst langsam noch weiter heran, erhält einen medianen und zwei seitliche Einschnitte bei weiterer Ausbildung und hat dadurch endlich die Gestalt eines zweilappigen Blättchens angenommen, welches bei der Keimung aus dem Endosperm hervortritt, während die zungenförmige Lamina des Kotyledons stecken bleibt. In dem Embryonalzustande befindet sich aber ausser dem Kotyledon nur ein einziges Blatt, an der Plumula in Form eines einwärts geöffneten Hufeisenwulstes dem Kotyledon selbst opponirt, angelegt. Bei den Commelinaceen ist die Differenz vom monokotylen Typus nicht ganz so erheblich, indem die Abweichung nur darin besteht, dass der einzige Kotyledon nicht der organischen Spitze des Embryos entstammt, sondern aus einem Ringwall um diese Spitze hervorsprosst.

So ist daher auch in diesen unregelmässigen Fällen gezeigt, dass zwar die Entwicklungsweise der Embryonen mannigfach variiren kann, dass also besonders bei den Monokotylen der Stengelvegetationspunkt nicht nothwendig seitlich angelegt sein muss, sondern terminal bleiben kann und alsbald von dem einen Kotyledon vollständig überwachsen und umhüllt wird (Commelinaceen), oder auch ziemlich frei liegen bleibt und nur einen grossen Scheidentheil seines Kotyledons um sich herum trägt, dem gegenüber der Kotyledon selbst die gewöhnliche Form hat (Dioscoreaceen); aber es sind trotzdem nicht wirkliche Ausnahmen gegen den Charakter der Monocotyledonie oder der Dicotyledonie aufgefunden, sodass die beiden Entwicklungsreiche nach wie vor durch die Keimblattzahl und durch den Ansatz der Keimblätter an die durch sie erst zum Laubspross werdende primäre Achse geschieden sind. — Während übrigens gerade die Dioscoreaceen mit einigen verwandten Ordnungen auch sonst mannigfach von der gewohnten Bildungsweise der Monokotylen abweichen, thun dies die Commelinaceen nicht, und dadurch, dass sie mit den Dioscoreen und Taccaceen die embryonale Abweichung theilen, schwächen sie die Ausnahme ab. —

[1]) Ueber monokotyle Embryonen mit scheitelbürtgem Vegetationspunkt, Botan. Zeitung 1878, pag. 65—74, 81—92 mit Taf. IV.

Wie tiefe Bedeutung der Embryonalcharakter hat, geht daraus hervor, dass in seinem Gefolge die ganze normale Weiterentwicklung der Vegetationsorgane verschieden ausfällt: die Monokotylen entwickeln alternirende Blätter, welche am häufigsten mit langem Scheidentheil den Stengel umfassen und, da sie ihn nicht zur Seite drücken können, tief in ihrem Basaltheil den Vegetationspunkt einhüllen, den man äusserlich fast nie bemerkt; gegenständige Blätter kenne ich nur bei *Dioscorea,* gequirlte ebenda und noch bei Smilaceen und Liliaceen. Die Dikotylen entwickeln Blätter in allen nur denkbaren Blattstellungen, aber die langen, stengelumfassenden Scheidentheile sind sehr selten, besonders stark, z. B. bei Umbelliferen und Ranunculaceen entwickelt, aber auch da nicht an deren Primärblättern; meistens liegt der Vegetationspunkt, geschützt durch einen dichten Kranz in der Entwicklung zeitlich nicht sehr weit abstehender Blätter, zu Tage: man sieht die »Knospen«. Wer sieht die Stengelknospe dagegen äusserlich bei einer Palme, einer Banane, einer Ananas? Aus der Verschiedenheit der ausgebildeten Pflanzen beider Entwicklungsreiche ersieht man, dass der Embryonalcharakter diese im Auge hat, und dass die Zahl der Kotyledonen nur ein oberflächlicher Ausdruck für eine tiefe Wesenverschiedenheit ist.

Denn es hängen nun auch damit die Verschiedenheiten des Strangverlaufes der Blattspuren zusammen, die sich an die Blattstellung selbst und besonders an die Insertion des Blattstieles mit breiter Scheide oder schmalem Ansatz anknüpfen müssen, und da der Strangverlauf, wie aus der vergleichenden Anatomie bekannt ist[1]), zugleich noch neue von der Anordnung der Blätter unabhängige Eigenartigkeiten aufweist und da zugleich die Gruppirung der verschiedenen histiologischen Formelemente in den Fibrovasalsträngen und die des Bastes in den der Assimilation und dem Stoffwechsel dienenden Parenchymgeweben wiederum charakteristische Eigenartigkeiten darbietet, so kann man fast immer aus dem Querschnitt eines nicht biologisch zu stark umgewandelten Stengeltheiles auf die Zugehörigkeit zu dem einen oder anderen Entwicklungsreiche schliessen. Das scheint mir von hoher Bedeutung für die Trennung derselben zu sein, obgleich die vergleichende Anatomie gegenwärtig noch nicht weit genug für systematische Zwecke ausgebildet ist, um die Sicherheit des Urtheils unbedingt zu gestatten.

Jedenfalls neigen die Dikotylen, von deren Ordnungen etwa $\frac{3}{5}$ der Gesammtzahl verholzende Stengel mit secundärem Dickenwachsthum annehmen, zum Aneinanderschluss ihrer primären collateral gebauten Fibrovasalstränge durch Intrafascicularcambium selbst in einjährigen Stengeln von Stauden und kennen nur verhältnissmässig wenige Ausnahmen davon in der zerstreuten Lage von Bündeln. Die Monokotylen dagegen neigen, gezwungen durch ihren vielspurigen Strangverlauf und die geschlossene Struktur ihrer Fibrovasalstränge, zu Baumbildungen ohne andauernde secundäre Verdickung, und zeigen in dieser Hinsicht nur in der Gruppe der Liliaceen bemerkenswerthe Ausnahmen durch das secundäre Dickenwachsthum von *Dracaena, Aloë, Agave, Yucca* etc. Es ist bemerkenswerth, dass im Reich der Monokotylen die letztere Anomalie in der Weiterentwicklung

---

1) Siehe ausser der Vergleichenden Anatomie von DE BARY besonders die Originaluntersuchungen von NÄGELI: Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, Hft. I, und FALKENBERG: Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen (Stuttg. 1876.) Der allgemeine Theil der letztgenannten Schrift zeigt auf das Deutlichste, wie verschiedenartig der Strangverlauf in den Stengeln beider Entwicklungsreiche ist, da schon jedes von beiden eine eigene Untersuchungsmethode für sich verlangt; vergl. z. B. pag. 13—16.

der Caulome bei derselben grösseren Ordnungsgruppe statt hat, zu der auch die unter der Embryonalausbildung als Ausnahmen genannten Dioscoreaceen gehören; aber auch hier hat es sich herausgestellt, dass diese Anomalie durchaus nicht eine Uebergangsbildung zu den Dikotylen darstellt, sondern wiederum etwas ganz Eigenartiges; denn die neu entstandenen Stränge dieser anomalen Monokotylen gehen aus einer beständigen Neubildung von Grundgewebe mit eingegelagerten stammeigenen Fibrovasalsträngen ohne Beziehung zu den Blättern hervor, so dass die secundäre Verdickung oft erst weit unterhalb des Stengelvegetationspunktes anhebt. *Dioscorea* selbst bildet nach FALKENBERG's Eintheilung[1]) eine Vermittelung zwischen dem Palmen- und Liliaceentypus des Strangverlaufs, indem bei ihr jeder einzelne Strang von den 5 Blattspuren nach seinem fast horizontalen Eintritt in den Stengel senkrecht abwärts läuft und beim Aufstossen auf den horizontalen Theil der Fibrovasalmasse eines tiefer stehenden Blattes früher oder später endigt.

Auch die Nervation der Blätter, deren Lamina bei den Monokotylen selten und bei den Dikotylen sehr häufig auf die mannigfachste Weise verzweigt (getheilt und zusammengesetzt) ist, trägt ihren wesentlichen Antheil an der Charakterisirung beider Entwicklungsreiche, indem — wie schon pag. 300 hervorgehoben wurde, die Monokotylen den »streifigen Typus,« die Dikotylen den »netzadrigen Typus«[2]) in ihren grünen Laubblättern mit Luftassimilation aufweisen. Beide Typen besitzen Anastomosen aus kleineren Strängen, welche die Communication zwischen den Nerven verschiedenen Verzweigungsgrades aufrecht erhalten. Bei dem streifigen Typus laufen zahlreiche Bündel getrennt vom Blattgrunde oder vom Mittelnerven bis zur Spitze und vertheilen sich in der Lamina so, dass sie den Raum möglichst gleichmässig erfüllen; in einem Grasblatte oder bei *Pandanus, Amaryllis,* bleiben sie daher der linealen Form des Blattes entsprechend ziemlich parallel und laufen nur gegen die verschmälerte Blattspitze hin zusammen, dort sich vereinigend; in dem Blatt der Maiblume treten sie in weiten Bogen bis zur Mitte auseinander, um sich ebenso wieder an der Spitze zu vereinigen. Auf dem ganzen Längsverlauf sind diese vielen gleichwerthigen Adern durch leiterartig angeordnete dünne Stränge verbunden, deren geringe Querschnittsgrösse sie oft erst im getrockneten oder sonst irgendwie präparirten Blatte deutlich sichtbar macht, so etwa wie es in der »Morphologie« Fig. 9B (Bd. I, pag. 651) zeigt. Es macht für diesen Grundtypus auch keine Verschiedenheit, ob zur Erzielung breiterer Blattflächen, wie besonders in der Klasse der Scitamineen und speciell bei der Banane, die Bündel zunächst in grossen Mengen in der Mittelrippe vereinigt bleiben und erst allmählich ziemlich rechtwinklig mit S-förmiger Biegung in die beiden Seiten der Lamina austreten: wir haben dann die fiederige Anordnung der Nerven höheren Grades anstatt der parallelen (vergl. »Morphologie«, Bd. I, pag. 655), aber die leiterartigen Bündelanastomosen bleiben trotzdem unverändert. Dasselbe geschieht, wenn bei den Fiederpalmen die Lamina sich zwischen den fiederig angeordneten Nerven ersten Grades nachträglich theilt: in jedem Segment herrscht dann eine Nervation mit leiterartigen Queranastomosen, wie in einfachen schmalen monokotylen Blättern; und ebenso bleibt die Nervation in diesem Charakter unverändert, wenn, wie bei den Fächerpalmen, die Hauptnerven eine strahlige Anordnung zeigen. — Die Dikotylen haben dagegen, ihre Hauptnerven mögen gleichfalls eine annähernd parallele An-

[1]) Vergleichende Unters., pag. 176.

[2]) A. DE BARY, vergl. Anatomie, pag. 313.

ordnung (in schmalen und nadelartigen Blättern) oder eine fiederige oder strahlige zeigen, ein Netzwerk[1]) von Nervenverzweigungen verschiedenen Grades, unter denen sich häufig Nervenzweige ersten Grades durch ihre Verbindung zu einem starken randläufigen Bogennetz auszeichnen, um der scheerenden Wirkung des Windes zu widerstehen; dadurch entstehen starke, aber sympodial gebildete Randnerven, s. Fig. 16A. (Bei den Monokotylen sind dieselben schon aus dem Grunde entbehrlich, weil diese in grosser Zahl selbständige, im Querschnitt aus 2, 3 oder sehr vielen Zellen bestehende Bündel starker Bastfasern besitzen, welche der Lamina eine ausserordentliche Festigkeit vielfach verleihen). In diese Hauptfelder sind nun Felder zweiten Grades, dritten Grades u. s. w. eingeschachtelt bis zu den kleinsten Netzmaschen herab, welche alle noch von anastomosirenden, irgendwie bogig, zackig oder gerade verlaufenden feinen Strangbündeln umschlossen werden. Bei schwacher Vergrösserung schon erkennt man dann noch feinere Bündel, welche aus irgend einem die letzten Netzmaschen umgebenden Strange austreten und als »innere Enden« frei in der Masche enden, oft mit einer Gabelung oder Dreitheilung (s. Fig. 16B, wo eine fünffache Vergrösserung angewendet wurde).

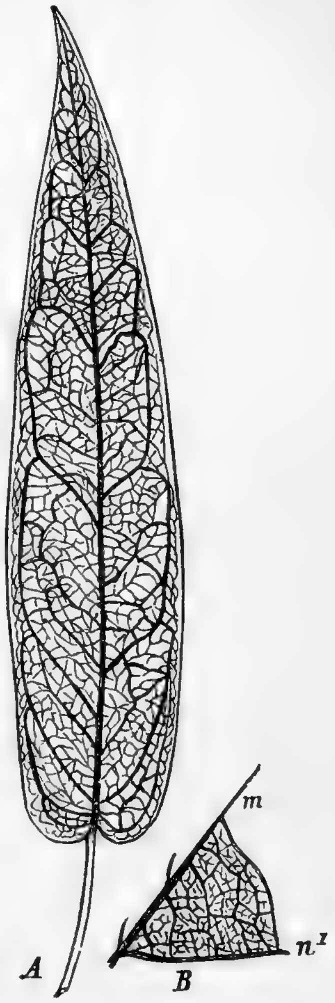


Fig. 16. (B. 514.) Nervation von *Ficus martinicensis* (A) und *Acer platanoides* (B); m Mittelnerv, n I Seitennerv erster Ordnung.

Aber auch diese Nervationscharaktere, wie sie eben als typisch für die beiden Entwicklungsreiche geschildert wurden, sind nicht ausnahmefrei. Von Monokotylen gehören besonders die Blätter der Dioscoreen, Taccaceen und einer grossen Zahl von Smilaceen dem netzadrigen Typus der Dikotylen an, allerdings nicht rein; und es gesellen sich dann noch schwächere Ausnahmen in Araceen und Hydrocharideen hinzu, welche eine Nervation gemischter Art zeigen, jedoch mehr dem monokotylen Typus sich anschliessend. — Unter den Dikotylen haben die auch äusserlich den Blättern mancher Monokotylen *(Pandanus!)* täuschend gleichenden Blätter der Umbelliferen-Gattung *Eryngium* den streifigen Typus in ihrer Nervation. Sie sind kürzlich von Möbius[2]) genau anatomisch untersucht, wobei sich herausgestellt hat, dass die Aehnlichkeit nicht auf Täuschung beruht, sondern im Wesen des Bündelverlaufs, unterstützt durch den hypodermalen Verlauf isolirter Bastfaserstränge, begründet liegt: die parallelen Bündel anastomosiren mit einander nur in den die Hohlräume des Blattes durchsetzenden Diaphragmen. Aber ein interessanter Nebenumstand ist dabei beobachtet, dass nämlich von den Kotyledonen einschliesslich an die Primärblätter netzadrig sind und in dikotyler Weise anastomosiren, bis die älter werdenden Blätter bei immer schmälerer Gesammtform einen parallelen Verlauf in ihren Hauptfibrovasalsträngen annehmen, dabei zunächst noch netzadrige Anastomosen behalten, bis schliesslich dieselben durch die monokotylen-artigen, leiterförmigen Verbindungen

[1]) Vergleiche die Abbildungen in Ettingshausen, Die Blattskelette der Dikotyledonen, Wien 1861 (fol.).

[2]) Untersuchungen über d. Morphologie und Anatomie der Monokotylen-ähnlichen Eryngien. Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Botanik, Bd. XIX, 51 SS. mit Taf. XXII—XXIV.

(B. 515.) Fig. 17.

Nervation des Blattes von *Dioscorea Batatas* in natürlicher Grösse. Die erst bei mikroskopischer Betrachtung sichtbar wedenden freien Nervenendigungen innerhalb der Maschen sind fortgelassen.

ersetzt werden. Dadurch, und durch den ganzen mit den Blättern vor sich gehenden Umbildungsprozess überhaupt, erscheint diese Abweichung vom dikotylen Typus doch meiner Ansicht nach nur als eine repräsentative Aehnlichkeit den Monokotylen gegenüber, als eine biologische Neubildung, nur dadurch merkwürdig, dass sie in den zweiten stark ausgeprägten Typus hineinschlägt. Erst im Laufe längerer Zeiträume scheint sich diese Umbildung durch die Primärblätter rückwärts hindurch auf die Embryonalanlage zu erstrecken.

Nicht so einfach gestaltet sich die Sache bei den Ausnahmen, welche aus dem Reiche der Monokotylen zum dikotylen Typus hinneigen. Während wir in den *Eryngium*-Arten nur abnorme Theile einer sonst normalen dikotylen Gattung vor uns hatten, sehen wir bei den Dioscoreen und Verwandten eine ganze Gruppe mit anderer Nervation behaftet, auf welche aus diesem Grunde LINDLEY[1]) einen systematischen Verwandtschaftskreis mit dem Namen *Dictyogenae* begründen und denselben vermittelnd zwischen Mono- und Dikotylen einschalten wollte. Wie Fig. 17 zeigt, ist übrigens der streifige Nerventypus nicht völlig verloren gegangen bei diesen Dictyogenen, die ich selbst als »monokotyle Dictyoneuren« bezeichnen will. Unter Berücksichtigung der herzförmigen Gestalt der Lamina können die Hauptgefässbündel eines monokotylen Blattes nicht wohl anders verlaufen, als es hier der Fall ist, während ein normales dikotyles Blatt den starken sympodial gebildeten Randnerv an jeder Seite der Lamina besitzen würde. Aber das Maschennetz der Nerven zweiter und höherer Ordnung ist allerdings da und es fehlen auch nicht zahlreiche freie Nervenendigungen inmitten der kleinsten Maschen, obgleich viele Maschen ohne ein in sie hinein sich ergiessendes freies Nervenende vorhanden sind. Beachtet man, dass *Dioscorea* auch gegenständige Blätter besitzt in manchen ihrer Arten, dass die Dioscoreen überhaupt wie viele Smilaceen mit reich aus den Blattachseln verzweigten Stengeln klettern, dass die Stengelanatomie abweichend ist, dass diese — wie schon LINDLEY bemerkte — ebenso wie die Blüthen in manchen Stücken an *Cocculus* oder *Menispermum*, also an dikotyle Gattungen aus dem Verwandtschaftskreise der Ranunculaceen, erinnern, so kann man sich LINDLEY's Urtheil erklären, dass diese Dictyoneuren nur noch durch den monokotylen Embryo mit ihrem Entwicklungsreiche fest zusammenhängen. Jetzt weiss man nun auch, — wie oben pag. 306 hervorgehoben wurde, — dass der Embryo vom normalen Bau der Monokotylen bedeutend abweicht, ohne allerdings seinen monokotylen Charakter einzubüssen. Trotzdem darf man aber deswegen nicht voreilig meinen, die beiden Reiche der Mono- und Dikotylen hingen hier in geschlossener Kette zusammen. Die Dictyoneuren finden auch in Liliaceen (*Lilium giganteum* wird

[1]) Bot. Reg. 1839, und Vegetable Kingdom (1853), pag. 211.

von LINDLEY selbst angegeben) Nervations-Aehnlichkeiten; sie hängen, wie HOOKER[1]) in Bekämpfung der LINDLEY'schen Ansicht angab, durch *Lapageria* und *Philesia* mit den echten Liliaceen *Callixene* und *Drymophila* wahrhaft verwandtschaftlich zusammen. Für den Vergleich mit den Menispermeen spricht hinsichtlich der Blüthe nur das Diagramm des Perianths und Andröceums; das Gynäceum ist von fundamentaler Verschiedenheit und bildet dieser entsprechende Samen aus. Ein gleiches Diagramm kann aber leicht bei sehr ungleicher Organisation herauskommen, wenn im Blüthennumerus und in der Cyklus-Zahl die Bedingungen dazu gegeben sind; dann könnte man ebenso *Rumex* mit *Dioscorea* vergleichen wollen. Auch die Menispermeen klettern, und so sind gewisse gemeinsame Züge der biologischen Struktur und des Habitus nothwendig und erklärlich; aber die Anordnung der einzelnen Formelemente in den Fibrovasalsträngen ist bei den Dioscoreen ganz verschieden und gehört unstreitig zum monokotylen Typus.

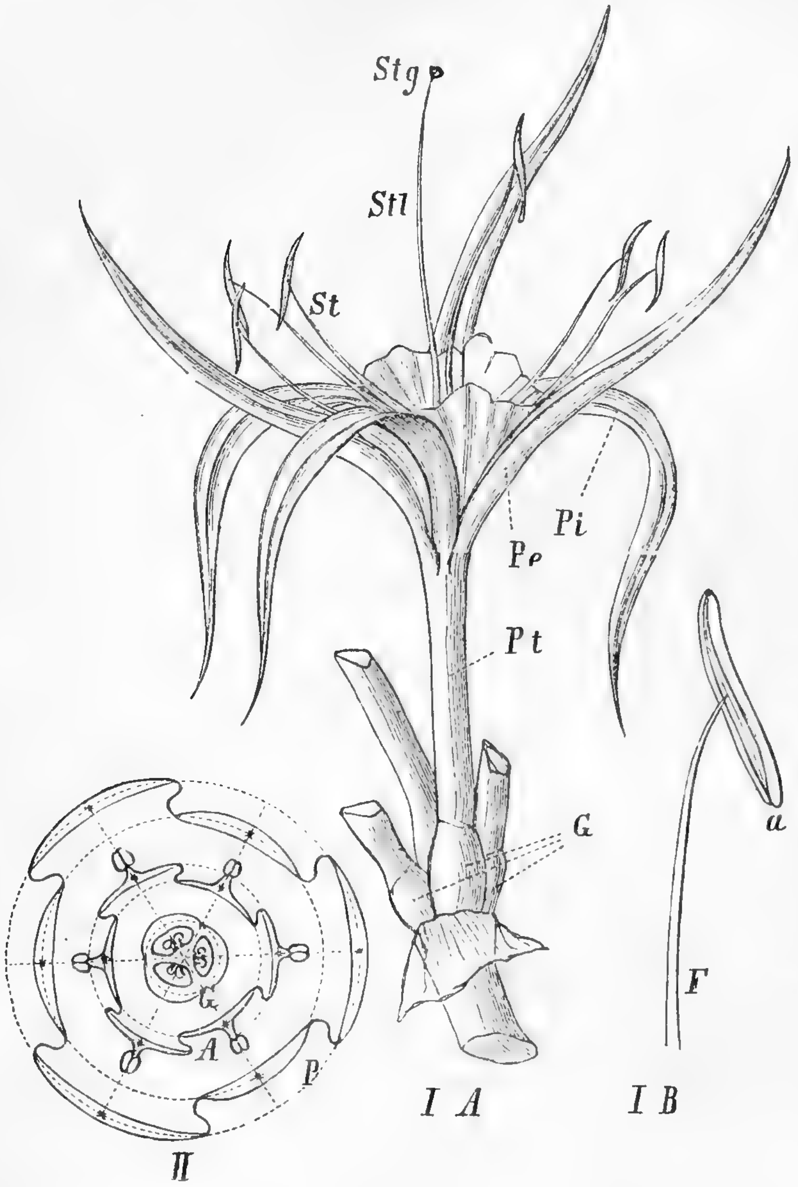
Wenn also auch keine Uebergangsbildung in diesen Dictyoneuren erblickt werden kann, so geben sie doch Veranlassung genug zur Prüfung und Untersuchung. Sehr schwierig ist zu entscheiden, ob wir in ihnen Reste alter monokotyler Urtypen, bis zur Gegenwart neben »normal« ausgeprägten Monokotylen erhalten, vor uns sehen und demnach aus ihnen die Folgerung ableiten dürfen, dass die alten Monokotyledonen aus dikotylen Gymnospermen nach Art der jetzigen Dikotyledonen ihren Ursprung gehabt hätten, oder ob wir auch in ihnen Neubildungen mit Hinneigung zum dikotylen Typus zu sehen haben; das wäre dann also auch hier wiederum eine repräsentative Aehnlichkeit. Diese Frage ist noch nicht zur Entscheidung reif. Systematisch darf man sicher LINDLEY in der Aufstellung einer eigenen Uebergangsklasse [zu welcher dieser Autor auch noch die vielumworbenen Aristolochiaceen zu stellen Neigung hatte[2])] auf den Ordnungen *Dioscoreaceae, Smilacineae, Philesiaceae, Trilliaceae* und *Roxburghiaceae* nicht folgen, während es mir schon allein durch ihre anatomischen Besonderheiten gerechtfertigt erscheint, eine eigene monokotyle Klasse *(Dictyoneurae)* aus ihnen zu bilden.

Inflorescenz. — Verschiedenheiten durchgreifender Art sind zwischen Mono- und Dikotylen nicht zu finden, ausser dass die bei Dikotylen mit gegenständig-gekreuzter Blattstellung so häufig zu findenden dichasialen Cymen den Monokotylen abgehen müssen; auch zeigen nur die monokotylen Inflorescenzen an ihren Auszweigungen und unter den Blüthen selbst je ein adossirtes Vorblatt (vergl. »Morphologie« in Bd. I, pag. 706), während die Mehrzahl der Dikotylen mit 2 seitlich stehenden Vorblättern einsetzt. Einzelne Monokotylen sind mit zwei Vorblättern beobachtet, mehrere Dikotylen mit nur einem, welches aber alsdann nicht scharf adossirt ist[3]).

Die Blüthen erfordern eine eingehendere Besprechung hinsichtlich der Charaktereigenschaften beider Entwicklungsreiche, wobei der Bau des Embryos als nicht zum Blüthencharakter zugehörig betrachtet wird. Da die Samenknospen beider auch keine durchgreifende Verschiedenheiten zeigen, sondern besondere Eigenthümlichkeiten sich höchstens auf bestimmte Ordnungen und Klassen beschränken, da die Entwicklungshöhe, bis zu welcher die reifenden Samen den Embryo gelangen lassen, ebenfalls bei beiden in so fern gleich ist, als der den

[1]) Flora antarctica, Bd. II, pag. 355.
[2]) Vegetable Kingdom pag. 793.
[3]) EICHLER, Blüthendiagramme, Theil I, pag. 21.

Embryosack ganz allein ausfüllende, endospermlose »*Embryo macroblastus*« neben allen niederen Ausbildungsstufen sich in Mono- und Dikotylen findet, (in den letzteren aber viel häufiger!), da endlich die Staubblätter so wie so im ganzen Angiospermenreiche recht gleichmässig organisirt zu sein pflegen, so bleibt die Besprechung naturgemäss an den Stellungs- und Insertionsverhältnissen der einzelnen Blüthencyklen haften, also an den Dingen, welche durch Diagramme und Blüthenformeln ausgedrückt werden. Hier sollen die Unterschiede zunächst, als die allein scharf ausdrückbaren, besprochen werden in den Blüthen, welche mit einem dicyklischen Perianthium, oder nach gewöhnlicher Sprechweise mit Kelch und Blumenkrone versehen sind.



(B. 516.) Fig. 18.
Hymenocallis adnata, Blüthe und Diagramm. (Erklärung im Text und pag. 242).

Hier zeigt sich sogleich ein merkwürdiger Unterschied darin, dass die Monokotylen einer gleichen Ausbildungsweise in den beiden Cyklen des Perianthiums zustreben, während die Dikotylen typisch[1]) die durch den verschiedenen Ursprung bedingte Verschiedenheit von Kelch und Corolle aufrecht erhalten. So geschieht es, dass sich eine grosse Reihe monokotyler Ordnungen durch das *Perianthium aequale* auszeichnet, welches bei der nur selten mit Ausnahmen behafteten Trimerie der Blüthe mit $P3+3$ bezeichnet werden mag; von Ordnungen mit deutlich grünem Kelche (Commelinaceen, Hydrocharideen, Alismaceen), ansteigend zu Ordnungen mit schon corollinisch gefärbtem Kelche (Bromeliaceen, Scitamineen) erreicht diese petaloide Textur des äusseren trimeren Perianthcyklus seine grösste Höhe in Liliaceen, Smilaceen, Irideen, Amaryllideen und Verwandten, wo sich die beiden Cyklen oft eben nur durch die Stellung als äussere oder innere unterscheiden. Hier kann es dann sogar vorkommen, dass beide Cyklen durch Verwachsung eine gemeinsame, in sechs sehr ähnlich gestaltete Zipfel auslaufende Kronröhre bilden, wie es in Glockenform *Convallaria majalis*, in Trichter-

1) Diejenigen Charaktere, welche in grosser Allgemeinheit durch Sippen hindurchgehen, aber an den verschiedensten Stellen durch gelegentliche Ausnahmen abgeschwächt auftreten, nennt man »typisch« für dieselben.

form die nebenstehend (Fig. 18) dargestellte Amaryllidee zeigt. Blüthen dieser letzteren Art können immer nur solche des monokotylen Entwicklungsreiches sein; denn wenn auch in gewissen dikotylen Ordnungen, wie z. B. bei den Jussieuaceen in der bekannten Gattung *Fuchsia*, der Kelch corollinische Färbung und Textur annimmt, so bleibt doch sein Cyklus scharf von dem der Corolle gesondert; sind in anderen Fällen bei den Dikotylen, wie z. B. bei *Primula*, die Kelchblätter gamosepal und die Blumenblätter gamopetal, so stehen alsdann zwei getrennte Röhren in einander eingefügt, der Corollentubus vom Kelchtubus umschlossen.

An Stelle von eucyklischen Blüthen besitzen auch die Monokotylen spiroidische, ohne dass damit eine wesentliche Aenderung einträte; die Formel bleibt nach wie vor P 3 + 3, und ein continuirlicher Fortlauf der Spirale, der die Alternanz stören würde, findet nicht statt. Immer besteht der äussere und innere Perianthiumkreis, sowohl bei den normal trimeren als auch bei den ausnahmsweise 4- oder 2-gliedrigen Blüthen der Monokotylen, aus je einem einzigen Cyklus in scharfer Quirl- oder sich deckender Spiralstellung.

Die Dikotylen zeigen viel mehr Ungleichförmigkeiten in der Anordnung von Kelch und Corolle, für welche beide die Pentamerie als häufigste Regel, darauf folgend die Tetramerie beobachtet wird; doch sind auch 2-, 3-, 6- und mehrgliedrige Cyklen nicht eben selten. Bei viergliedrigen Kelchen sind Anzeichen vorhanden, dass sie phylogenetisch aus zwei gegenständig-gekreuzten zweigliedrigen Kreisen sich herleiteten; (vergl. z. B. das oben, pag. 246, über die Antholyse von *Fuchsia* mit Figur 10 Gesagte). Für die fünfgliedrigen Kelche der Dikotylen hat Eichler die gleiche Theorie der Zusammensetzung aus zwei Cyklen aufgestellt[1]), welche er selbst allerdings später abgeschwächt hat[2]); allein wenn man von den dazwischen laufenden Fragen absieht, wie man sich den Umsatz aus Spirale in Quirl zu denken habe, so könnte diese Theorie als phylogenetische Betrachtungsweise für die Entstehung des dikotylen Kelches doch recht wohl aufrecht erhalten bleiben, mindestens zur strengen Durchuntersuchung von diesem Gesichtspunkte aus empfohlen werden. Denn der Möglichkeit, eine solche Theorie aufstellen zu können, muss doch auch immer ein bestimmtes Verhalten zu Grunde liegen, sofern die fundamentalen Beobachtungen selbst richtig angestellt sind; und daran ist gar kein Zweifel. Eichler also spricht die Ansicht aus, dass die nach der Spirale $\frac{2}{5}$ gebildeten dikotylen Kelche (s. Figur 19, S_1—S_5) das Aequivalent zweier Cyklen seien, dass sie aus der Vereinigung eines di- und eines trimeren möglichst mit einander nach Alternanz gestellten Cyklus sich herausgebildet hätten; S_1 und S_2 würden den äusseren, S_3—S_5 den inneren Cyklus darstellen. Bekanntlich halte ich selbst die Anschauung aufrecht, dass der Kelch phylogenetisch Hochblattcharakter hat, und ich kann dies mit Eichler's Theorie sogleich darin vereinigen, dass dann, wenn bei den Dikotylen die Vorblätter der Büthe, von denen die Dikotylen typisch zwei haben, fehlen, die beiden äussersten Sepalen, oder nach Eichler's Theorie der äussere dimere Kelchcyklus, so genau als möglich in die Vorblattstellung einrücken[3]). Wenn dagegen die beiden Vorblätter der Regel gemäss in transversaler Stellung zur Blüthenachse vorhanden sind, so stellen sich die beiden äussersten Sepalen möglichst mit denselben in Alternanz, indem eins von ihnen in die Medianlinie fällt, wie in dem hier (Fig. 19) dargestellten Diagramm des Kelchblatt S_2. Aus dieser Betrachtungsweise des

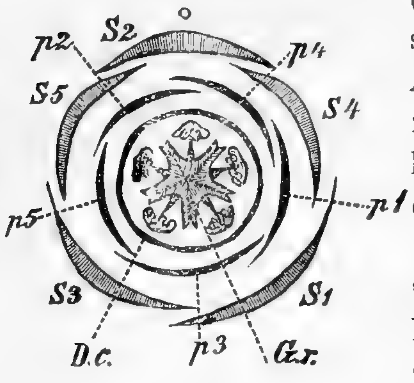
---

[1]) Blüthendiagramme, Thl. I (Leipzig 1875), pag. 16—20.

[2]) Ebendaselbst, Thl. II (Leipzig 1878), pag. 15.

[3]) Siehe Eichler, Blüthendiagramme, Thl. I. pag. 18.

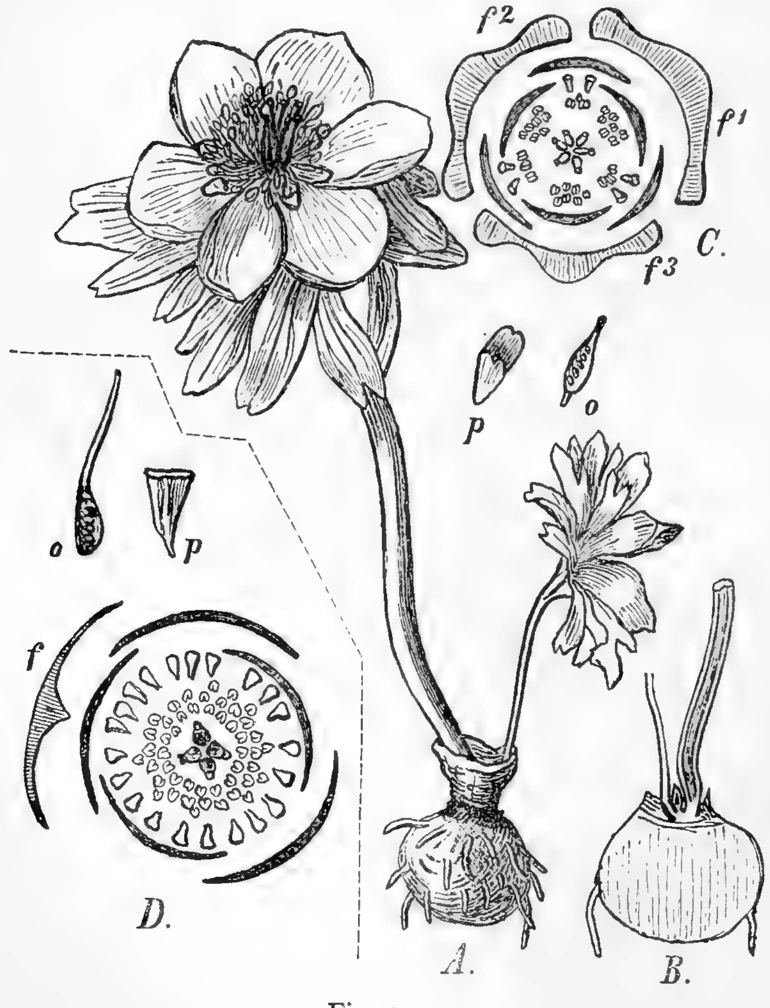
Kelches würde sich das Umsetzen zweier trimerer Kelchcyklen in einen nach $\frac{2}{5}$ construirten pentameren Cyklus leicht erklären, was überhaupt zur Aufstellung der genannten Theorie Veranlassung gab. Es ist interessant, dass die deutlicheren Beweisstücke dafür sich grösstentheils in dem Verwandtschaftskreise der Ranunculaceen, Berberideen und anderer Ordnungen finden, für welche schon oben (pag. 249) die verhältnissmässig niedere Blüthenorganisation im Perianthium berührt wurde. In weiterer Ausbildung des Perianths scheinen sich die vermutheten zwei Cyklen des Kelches nicht mehr zu lockern, verwachsen im Gegentheile oft unter sich zu einer gemeinsamen Röhre.



(B. 517.) Fig. 19.
Diagramm einer durchgängig pentameren Dikotyle, *Wielandia elegans*; S die Sepalen, p die Petalen. Zwischen Corolle und Andröceum ist ein becherförmiger Discus (D. c.) eingeschaltet. (Nach BAILLON).

Jedenfalls alternirt nun die Corolle sowohl in den tetra- als in den pentameren Blüthen so mit dem Kelche, als wenn derselbe ein durchaus einheitlicher Cyklus wäre, und die Corolle selbst erscheint auch nach allen Beweisgründen in den Blüthen nach der Formel $K5\ C5$ dem Kelche gegenüber monocyklisch und nach den Regeln einfacher Alternanz geordnet.

Wenn die Dikotylen, was ebenfalls in dem Verwandtschaftskreise der Ranunculaceen nicht selten ist und sich ebenso bei Lauraceen und Polygoneen findet, trimer gebaute Blüthen haben, dann gilt für sie, wie zu erwarten, das von den Monokotylen hinsichtlich des nach $P3+3$ oder $K3+C3$ gebauten Perianths gesagte, und solche trimere Blüthen lassen sich daher zumal bei äusserlichen Aehnlichkeiten anderer Art am ehesten in beiden Entwicklungsreichen vergleichen.



(B. 518.) Fig. 20.
Eranthis hiemalis (A—C), und Diagramm von *Helleborus*. (Erklärung im Text).

Eine solche Blüthe zeigt die nebenstehend Fig. 20 abgebildete und im Diagramm erläuterte *Eranthis hiemalis*. Der Kelch wird bei ihr durch die drei den Laubblättern noch direkt vergleichbaren Hochblätter F 1, F 2 und F 3 ersetzt; mit diesem Cyklus alternirt ein äusserer, und mit diesem letzteren ein innerer Cyklus der Corolle. Das ist nun aber auch schon wieder eine Abweichung vom monokotylen Charakter: Dieser würde nach der Anlegung des einen Kelchcyklus F 1—F 3 nur noch einen Cyklus von Petalen verlangen, und auf diesen sogleich das Andröceum folgen lassen. —

Das hier ebenfalls unter D mitgetheilte Diagramm von *Helle-*

borus zeigt aus derselben Ordnung dagegen den Kelch mit einem schräg nach links oben gestellten Vorblatt *f* der Blüthe, wiederum günstig für die Anschauung seiner phylogenetischen Bildung aus einem äusseren dimeren und einem inneren trimeren Cyklus gebildet.

Aber solche trimere Blüthen sind im dikotylen Reich im Vergleich mit der Masse 4- und 5-gliedriger Blüthen doch nur bei wenigen Ordnungen regelmässig zu findende Ausnahmen, und wenn man das Recht haben sollte, die Kelche jener als aus K 2 + 2 und K 2 + 3 phylogenetisch zusammengezogen zu betrachten, so würde für die Trennung beider Entwickelungsreiche ein höheres Argument gefunden sein als die einfachen Zahlen 3, bezüglich 4 und 5, weil der Beginn der dikotylen Blüthencyklen damit dem Hochblattcharakter dieses Entwicklungsreiches typisch entspräche.

Wenn auch die Corolle der Dikotylen das Verhalten zeigt, als ein einziger Cyklus mit dem Kelche zu alterniren und nicht aus zwei zusammengezogenen Cyklen gebildet zu sein, so hindert das doch nicht ein gleiches Verhalten wie beim Kelche in den Fällen, wo der Kelch fehlt oder auch noch nicht aus hoch inserirten Laubblättern zum richtigen Kelchcyklus geworden ist. Die eben erwähnte *Eranthis hiemalis* beweist dies ja, und ebenso das frühere, pag. 248 geschilderte Verhalten von *Hepatica triloba*, bei welcher Ranunculacee die Corolle zwar am häufigsten als C 3 + 3, doch auch eben nicht selten als C 5 nach 2/5 gebildet ist. Dies lässt vermuthen, dass auch in der dikotylen Corolle ursprünglich dasselbe Bildungsgesetz wie im Kelche vorgelegen hat, dass es aber aus dem für Cyklen notwendigen Alternanzverhältniss zu einander der Beobachtung unzugänglich wird und dem oberen Bildungsgesetze gehorcht, die Petalen in die vorhandenen Lücken der Sepalen einzustellen. Ist es doch schliesslich auch bei der Alternanz der trimeren Cyklen nicht anders.

Die Staminen und Ovarien folgen nun in beiden Entwicklungsreichen, sofern nicht eintretende Zygomorphie Aenderungen bedingt, dem im Kelch begonnenen Bauplane; das Andröceum besteht bei den Monokotylen typisch aus zwei Cyklen, bei den Dikotylen ebensowohl aus einem als aus zwei; das Gynäceum besteht am häufigsten aus einem Cyklus, von dem bei den Monokotylen selten und bei den Dikotylen sehr häufig eine grössere oder geringere Zahl von Gliedern ausfallen. So entsteht dann bei den Monokotylen das typische Diagramm:

P 3 + 3 A 3 + 3 G (3),

wie es in Figur 18 zum Ausdrucke gelangt, während wir für die Dikotylen als häufigste Blüthenformeln zu nennen haben:

K 5 C 5 A 5 G (2 bis 5)
K 4 C 4 A 4 G (2 bis 4)
K 5 C 5 A 5 + 5 G (2 bis 5)
K 4 C 4 A 4 + 4 G (2 bis 4)

mit allen möglichen Abweichungen durch gelegentlich ausgeprägten anderen Blüthennumerus und durch in allen Organcyklen, am seltensten im Kelch, vorkommende Polymerie mit spiroidischer Anordnung der einzelnen Glieder. Dabei findet in beiden Reichen Alternanz der Cyklen statt; während aber die Monokotylen fast nirgends Ausnahmen von der normalen Alternanz zeigen, nur bei den Irideen durch den bewiesenen Abortus des inneren Staminalcyklus, zeigen die Dikotylen eine nicht unbeträchtliche Reihe von Stellungsabweichungen, so dass man im Allgemeinen behaupten kann: wo wir in aktinomorphen Blüthen Abweichungen von der Alternanz der Cyklen finden, gehören dieselben zu den Dikotylen.

Eine solche Abweichung liegt dem von Robert Brown gelegentlich bemerkten

Satze[1]) theilweise mit zu Grunde, dass im Falle der Isomerie von Gynäceum und Corolle (also G3 bei C3, G4 oder G5 bei C4 oder C5) die Stellung der mit den Petalen gleichzähligen Ovarien in den beiden Hauptabtheilungen der Angiospermen verschieden sei, dass diese Ovarien nämlich bei den Monokotylen den Sepalen gegenüberständen, bei den Dikotylen dagegen den Petalen.[2]) Diese Stellungsregel würde, wenn sie sich streng bewahrheitete, einen vortrefflichen Unterschied beider gewähren und es ist daher etwas näher darauf einzugehen. — In einer sehr grossen Zahl von Fällen erklärt sie sich einfach bedingt dadurch, dass das monokotyle Andröceum aus zwei, das dikotyle häufig nur aus einem Staminalcyklus besteht; dabei müssen, wie die zwei in Formeln ausgedrückten Beispiele zeigen, notwendiger Weise dem Alternanzgesetz zu Folge die Ovarien bei solchen Dikotylen die Stelle des inneren monokotylen Staminalcyklus einnehmen;

Monokotylen: P 3 + 3 A3 + 3 G3
Dikotylen: K 5 C5 A5 . . ↓ . . . G5

Während sich dies von selbst versteht, liegt die Sache ganz anders bei den mit zwei alternirenden Staminalcyklen versehenen Dikotylen, da bei ihnen an sich die Ovarien ebenso wie bei den Monokotylen antisepal sein müssen. Das ist aber nicht der Fall in den »obdiplostemonen Blüthen« (s. Morphologie, Bd. I, pag. 710 bis 711), wo thatsächlich eine Umkehr des zu erwartenden Stellungsverhältnisses im Sinne von R. Brown's Regel stattfindet.

Bezeichnen wir den Kelchcyklus einer dikotylen pentameren obdiplostemonen Blüthe mit S1—S5, den Corollencyklus mit P1—P5, den äusseren Staminalcyklus mit A1, den inneren mit A2, die Ovarien mit G, so ist die Stellung aller dieser Cyklen in einer aufgeschnitten und abgerollt gedachten Blüthe:

$$\begin{array}{cccccccccc} & S_1 & & S_4 & & S_2 & & S_5 & & S_3 \\ P_2 & | & P_5 & | & P_3 & | & P_1 & | & P_4 & | \\ A_1 & | & A_1 & | & A_1 & | & A_1 & | & A_1 & | \\ - & A_2 & | & A_2 & | & A_2 & | & A_2 & | & A_2 \\ G & & G & & G & & G & & G & \end{array}$$

Indem also bei Beginn des Andröceums die Alternanz dadurch gestört wird, dass der äussere Staminalcyklus antipetal wird, müssen dann nothwendiger Weise auch die Ovarien antipetal werden.

Diese Stellung zeigen von gamopetalen dikotylen Ordnungen zunächst die von Eichler[3]) *Obdiplostemones* genannten Gruppen: Epacrideen, Ericaceen, Pyrolaceen und Verwandte. Bei den Campanulaceen und Cucurbitaceen ist die Deutung der zu einem unterständigen Fruchtknoten verschmolzenen Ovarien hinsichtlich ihrer Stellung derart gemacht, dass darnach diese Ordnungen die Ovarien antisepal stellten und also nicht nach der R. Brown'schen Regel, obgleich nur ein einziger Andröcealcyklus vorhanden ist. Durchaus nicht fallen unter die R. Brown'sche Regel die Primulaceen, Plumbagineen, Diospyreen und Verwandte. — Von choripetalen grösseren oder gut bekannten Ordnungen stellen folgende ihre isomeren Ovarien antipetal gemäss der R. Brown'schen Regel: die Jussieuaceen (Onagrarien), Philadelpheen, Francoaceen, Crassulaceen, Rutaceen, Zygophylleen, Ternstroemiaceen, Geraniaceen, und die Sarraceniaceen bei polycyklischem An-

---

[1]) Vermischte botanische Schriften, Bd IV, pag. 68—69.

[2]) Diese Stellungen sollen kurz als »antisepal« und »antipetal« bezeichnet werden; den anderweit dafür benutzten Ausdruck »episepal« und »epipetal« beziehe ich selbst stets auf die Insertion des Andröceums im Kelch oder in der Korolle.

[3]) Blüthendiagramme, Bd. I, pag. 335. — Dasselbe Werk ist auch für die folgenden Zusammenstellungen massgebend gewesen. — Ueber Obdiplostemonie der Dikotylen vergleiche daselbst Bd. II, pag. XVIII—XX.

[4]) Eichler, Blüthendiagramme, Bd. I, pag. 92, 93.

dröceum; andere Ordnungen zeigen mit theils antipetalen, theils antisepalen Ovarien ein schwankendes Verhalten: Lythraceen, Melastomaceen, Caryophylleen, Malvaceen und Tiliaceen; endlich stellen folgende entgegen der R. BROWN'schen Regel die Ovarien antisepal: die Pomaceen und Spiraeaceen, Rhamneen, Fumariaceen, Resedaceen, Elatineen, auch *Coriaria* und *Carica;* und endlich die trimeren Ordnungen Lauraceen und Polygoneen, welche auch in dieser Hinsicht diagrammatisch mit den Monokotylen übereinstimmen.

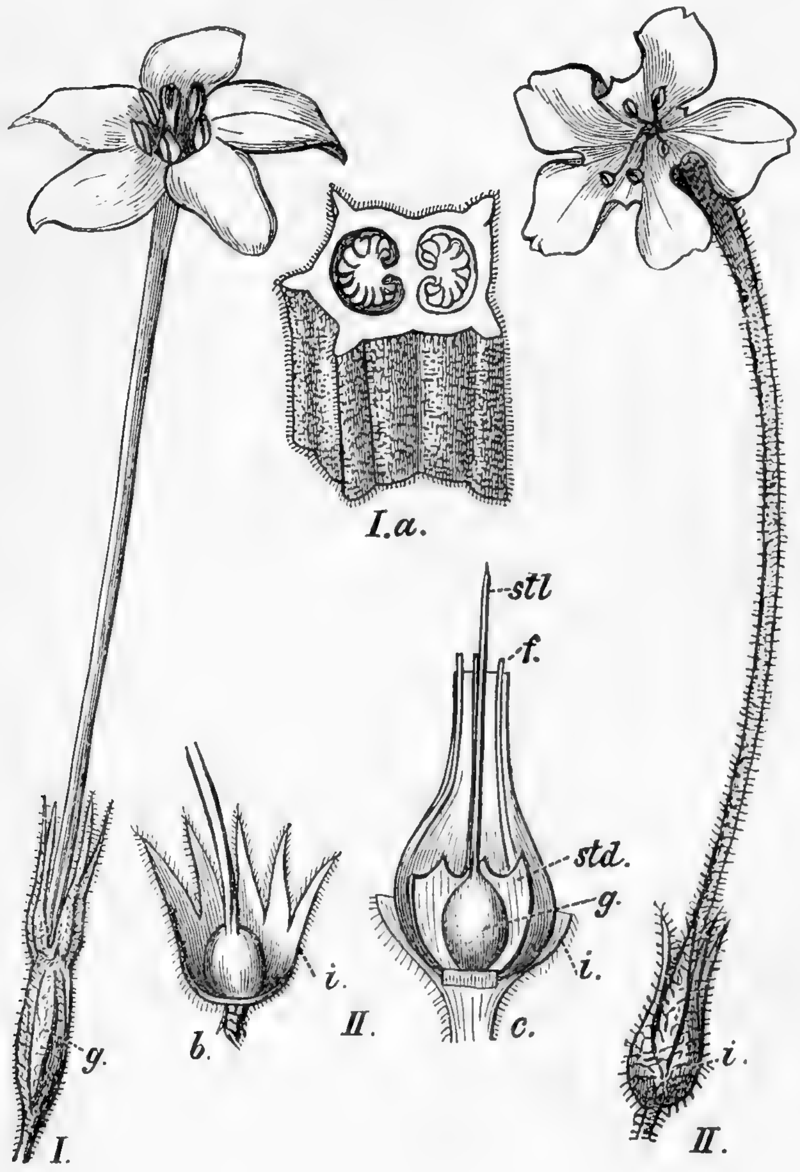
Bei diesen, den Monokotylen, sind mir nur vereinzelte Fälle bekannt geworden, in dem die drei Ovarien gegen die Regel antipetal stehen, nämlich sobald sich zwischen Corolle und Gynäceum nur ein dreigliedriger Staminal- oder Staminodialcyklus einschaltet. Das ist aber sehr selten und fast niemals ausschliesslicher Charakter einer bestimmten Ordnung. In dieser Beziehung, als Ordnung, sind mir nur die Mayacaceen bekannt geworden, die ich aber selbst zu untersuchen nicht Gelegenheit hatte; hier ist das Andröceum durch einen dreigliedrigen Cyklus vertreten, mit dem die Ovarien direct alternieren. Sonst pflegt ein zweiter dreigliedriger Staminalcyklus auch da, wo er nicht in fruchtbaren Gliedern auftritt, in Staminodien oder in der antisepalen Stellung der Ovarien sich zu verrathen. Aehnlich in weiblichen Blüthen wie bei *Vallisneria,* wo das Andröceum nur durch einen Staminodialcyklus angedeutet ist und daher die Ovarien ebenfalls antipetal stehen; diesen Fall bilden EICHLER's Blüthendiagramme ab. — Es hat sich also herausgestellt, dass bei den Monokotylen mit dicyklischem Perianthium die Ovarien dem äusseren Cyklus desselben gegenüber stehen, während die isomeren Dikotylen je nach vorhandener Obdiplostemonie oder nicht in einer grösseren Zahl von Ordnungen die Ovarien antipetal, in einer kleineren Zahl antisepal stellen. Die antipetale Stellung ist demnach eine fast ausschliessliche Eigenschaft bestimmter Dikotylen.

Andere Stellungsabweichungen betreffen die antipetale Stellung des einzigen Staminalcyklus, welche durch das Diagramm von *Statice* in Band I, pag. 702, Fig. 26, I, erläutert ist und sich hauptsächlich bei Primulaceen, Plumbagineen, Rhamneen und Ampelideen findet, also bei gamopetalen und choripetalen Dikotylen. Diese Blüthen harren allerdings in Hinsicht auf diese auch unter den Dikotylen sehr seltenen Anomalie noch einer befriedigenden Erklärung, und wenn es sich bestätigen sollte, dass z. B. bei den Primulaceen die Corolle als secundäre Sprossung der Staminen auftritt (vergl. Bd. III, Th. I, pag. 293 unter Entwickelungsgeschichte der Blüthe), so würde sich dann allerdings bei *Potamogeton* (s. oben pag. 302) auch unter den Monokotylen etwas Aehnliches finden. Thatsache ist jedoch, dass die Dikotylen allein eine grössere Zahl erklärungsbedürftiger Stellungsverhältnisse im Blüthendiagramm aufweisen. —

Die Zahl der Ordnungen, in denen bei den Dikotylen die von R. BROWN aufgestellte Regel zu prüfen war, ist aus dem Grunde eine verhältnismässig geringfügige, weil die sich auf das Gynäceum fortsetzende Isomerie bei ihnen viel seltener vorkommt, als bei den Monokotylen. Für letztere galt ja in den dichlamydeischen Blüthen die pag. 315 angegebene Formel (P 3 + 3 A 3 + 3 G 3) während für die Dikotylen im Gynäceum der beschränkende Zusatz G (2—5) zu machen war; die Heteromerie, d. h. das Umsetzen des ursprünglichen Blüthennumerus in andere Zahlen, ist gerade für das dikotyle Gynäceum sehr gewöhnlich, und zwar gleichgültig, ob die Blüthe sonst zygomorph oder aktinomorph ist. Die Zahl der Ovarien reducirt sich am häufigsten, wie Fig. 21 in der dargestellten *Lindenia* zeigt, auf 2, so dass die Formel K 5 C 5 A 5 G 2 eine sehr häufig wiederkehrende

ist. Bei den Monokotylen ist die Heteromerie des Gynäceums dagegen, wenn wir von gelegentlichen einzelnen Ausnahmen absehen, bei den dichlamydeischen Blüthen nicht zu beobachten, sondern nur bei den mono- oder achlamydeischen; gemeinsam wenigen Monokotylen und einer grösseren Zahl von Dikotylen ist dagegen die entgegengesetzte Möglichkeit, dass im Gynäceum plötzlich Polymerie eintritt und die Ovarien nach G ∞ spiroidisch angeordnet sind.

Die Heteromerie ist in der durch die Figur erläuterten Pflanze um so auffälliger, als bei dieser Rubiacee der Fruchtknoten unterständig geworden ist; es passt daher, wie der Durchschnitt zeigt, die regelmässige Anordnung der am Fruchtknoten in die Höhe laufenden 5 Kelchstreifen, die oben in 5 freie Zipfel enden, gar nicht in die Querschnittsform des Germen hinein, so dass das eine Fach deren 2, das andere 3 trägt. Dieses Verhältniss ist aber gar nicht selten, ebenso z. B. bei Umbelliferen und manchen Saxifrageen.



(B. 519.) Fig. 21.

I. Blüthe von *Lindenia vitiensis,* etwas verkleinert; g der unterständige Fruchtknoten, von dem ein Stück unter Ia vergrössert im Querschnitt dargestellt ist: Fruchtknoten zweifächerig, in jedem Fach eine rings mit Samenknospen bedeckte Placenta. — II. Blüthe von *Mirabilis longiflora* in wirklicher Grösse; i das kelchartige Involucrum; in b. dasselbe aufgeschnitten um den kugeligen Theil des langen Blumenrohres zu zeigen; in c. Längsschnitt durch dasselbe mit 3 von den 5 Filamenten (f.) und einem halbirten Kranze von Staminodien (std.); der eiförmige Fruchtknoten (g.) im Centrum mit der Basis des Stylus (stl.).

Die monochlamydeischen Blüthen lassen sich nicht in so eingehender Weise vergleichen als die dichlamydeischen beider Entwicklungsreiche; sie sind überdies bei den Monokotylen wenig verbreitet, wenn wir die der Erklärung bedürftigen Fälle einstweilen ausser Acht lassen, wo vielleicht der phylogenetische Kelch für sich allein in zwei Cyklen ohne Corolle (entsprechend *Rumex* unter den Dikotylen) entwickelt und also auch eine verkappte Monochlamydie vertreten ist. Deutliche monokotyle Monochlamydeen sind nur in der Klasse der Spadicifloren (bei Araceen, Cyclanthaceen u. a.) recht zu Hause und haben immer sehr einfache, grünliche und kelchartige, wenig entwickelte Blüthenhüllen. Während diese sich auch ähnlich bei vielen Dikotylen finden, ist in diesem Entwicklungsreich die monochlamydeische Hülle manchmal zu grosser Entwicklung

gelangt und zeigt ganz den Charakter einer Corolle, die sie auch wahrscheinlich phylogenetisch vorstellt. Man vergegenwärtige sich eine Blüthe von *Daphne* neben einer von *Syringa:* ausser dem kleinen grünen Kelche unterhalb des Blumenrohres von *Syringa*, der hinwiederum unter dem Blumenrohre von *Daphne* fehlt, ist kein grosser Unterschied in der Gesammtorganisation, zumal in beiden Blumenkronröhren die Staminen eingefügt stehen. Es scheint zunächst, als ob bei den Dikotylen, wenn überhaupt die Staminalinsertion auf der Innenseite eines Perianthiumcyklus erfolgt, dieser Cyklus immer eine Corolle darstellte. Fig. 21, II, zeigt eine monochlamydeische Blüthe anderer Organisation, wo die 5 Staminen im Innern eines sehr engen (in c aufgeschnittenen und ausgebreiteten) »Perigontubus« inserirt sind, welcher in seinem bauchig erweiterten Grunde zugleich noch ganz freistehend einen zu einer fünfzähnigen Glocke umgebildeten Staminodialcyklus einschliesst (std; die beiden vorderen Staminodien fortgeschnitten, um das Germen zu entblössen); am Grunde dieses »Perigontubus« steht ein grünes, fünfspaltiges Organ, genau von der Stellung und Struktur eines aus 5 Sepalen verwachsenen Kelches, und an sich nicht zu unterscheiden von den »Kelchen« anderer ähnlicher Blüthen, wie z. B. der daneben gezeichneten *Lindenia* mit unterständigem Fruchtknoten. Dennoch ist dies genannte Organ mit *i* als »Involucrum« bezeichnet, d. h. als eine Hochblatthülle ohne eigentlichen Kelchcharakter. Der Grund hierfür liegt darin, dass bei verwandten Gattungen *(Oxybaphus, Bougainvillea, Quamoclidium)* dasselbe kelchartige Organ mehrere Blüthen zu einer Inflorescenz vereinigt trägt und dadurch also deutlich seinen Hochblattcharakter zeigt, zu vergleichen der Hülle um das Cyathium einer *Euphorbia.* Es stellt also gewissermassen die scheinbare vollständige Blüthe eine einblüthige Inflorescenz vor, und die Blüthe selbst besitzt keinen eigenen »Kelch.« Wohl aber können wir daraus verstehen, wie sich Kelche bilden; wie viele jener Blüthen, welche wir jetzt unbedenklich als vollzählig mit Kelch und Corolle versehen betrachten, mögen phylogenetisch so wie *Mirabilis* ihren Kelch aus einblüthigen Involucralcyklen erhalten haben, ohne dass wir es aus Mangel an entsprechenden, zur Aufklärung dienenden verwandten Bildungen nachweisen könnten.

Solche hier gekennzeichneten »Perigonblüthen« mit einem Perianthium vom Ansehen einer monocyklischen, oft sogar gamopetalen Corolle finden sich nur unter den Dikotylen, bei den Monokotylen nicht. Diese Eigenartigkeit der Dikotylen scheint aber wiederum tief im Wesen der typischen Blüthenorganisation begründet zu liegen.

Allgemeine Unterschiede zwischen beiden Entwicklungsreichen lassen sich nun allerdings in der Organisation achlamydeischer Blüthen nicht mehr angeben, ohne in die einzelnen Klassen selbst specieller hineinzugehen; sehr oft liegen die monokotylen Charaktere noch scharf genug auch in diesen Blüthen durch die Stellung und Nervation der Vorblätter (z. B. in der *Palea* der Gräser!) ausgedrückt, die dikotylen dadurch, dass die Inflorescenzen einfachster Art Blüthen ebenso einfacher Art von einer den Gymnospermen sehr ähnlichen Gesammtanordnung tragen (z. B. Amentaceen), aber man muss schon die Einzelfälle selbst genauer untersuchen. — Während die Hauptreiche, die Gymno- und Angiospermen sich durch die innere und äussere Organisation ihrer androgynen Generation wesentlich in beiden Geschlechtern unterschieden, fallen nun diese Unterscheidungen für die beiden obersten Entwicklungsreiche selbst fort, indem es bisher noch nicht gelungen ist, wesentliche Verschiedenheiten darin zwischen

Dikotylen und Monokotylen festzustellen; hinsichtlich der Sexualität erscheinen beide vollständig als Parallelentwicklungen, und es bleibt daher für ganz reducirte Blüthenbildungen, wie sie z. B. *Callitriche* und *Lemna* vorstellen, nur der Embryo selbst als letztes Merkmal übrig, um über die Zugehörigkeit zu den einen oder zu den anderen zu entscheiden.

Aus allem Gesagten aber mag doch, gegentheiligen Ansichten zuwider, hervorgegangen sein, dass die Mono- und Dikotylen wirklich zwei verschiedene Entwicklungsreiche darstellen, welche in ihrer gesammten Organisation den verschiedenen Ursprung verrathen und daher als zwei in Hinsicht auf ihre gesammte Abstammung von Anfang an getrennte Gruppen zu betrachten sind.

Danach hat also A. de Jussieu vor einem Jahrhundert in der Aufstellung seiner phanerogamen Hauptgruppen, wenn man vorerst nach unserem jetzigen Wissen die Gymnospermen ausschliesst, das Richtige getroffen und unsere heutige Systematik knüpft an seine primäre Eintheilung an. Niemals darf natürlich die unausgesetzte Prüfung, ob die Mono- und Dikotylen sich als zwei natürliche Entwicklungsreiche abgrenzen, unterlassen bleiben, sondern bildet auch für die Zukunft stets eine der wichtigsten Aufgaben für die höhere Systematik.

Unentschieden mag einstweilen bleiben, ob jene Reiche nur zeitlich verschieden aus nahe verwandten Gliedern eines unteren Entwicklungsreiches (Gymnospermen?) hervorgegangen sind, oder ob sie beide verschiedene Ausgangsreiche als Stammformen haben: ich selbst halte das erstere für wahrscheinlicher und stütze mich dabei auf die häufig wiederkehrende Neigung zu gegenseitiger repräsentativer Aehnlichkeit, sowie auf die Gleichheit der androgynen Generation selbst.

§ 2. Die Klassen und Ordnungen der Monokotylen.

1. Uebersicht der Eintheilung.

***Series Microblastae.** Embryo indivisus vel in endospermio microblastus. Ausnahme; gewisse Araceen. —

Divisio A. Petalanthae.

Subdivisio a. Epigynae zygomorphae.

Cl. I. Gynandrae. [1. Orchidineae; 2. Apostasiaceae.]

Cl. II. Scitamineae. [3. Zingiberaceae; Musaceae.]

Subdivisio b. Isochlamydeae homotropae.

Cl. III. Bromelioideae. [5. Bromeliaceae; 6. Rapateaceae.]

Cl. IV. Coronariae. [7. Haemodoraceae; 8. Vellosiaceae; 9. Amaryllidineae; 10. Hypoxidineae; 11. Iridineae; 12. Taccaceae; 13. Burmanniaceae; 14. Pontederiaceae; 15. Gilliesiaceae; 16. Philydraceae; 17. Liliaceae.]

Cl. V. Dictyoneurae. [18. Smilacineae; 19. Roxburghiaceae; 20. Dioscoreaceae.]

Subdivisio c. Dichlamydeae antitropae.

Cl. VI. Enantioblastae. [21. Commelinaceae; 22. Xyridineae; 23. Mayacaceae.]

Divisio B. Glumiflorae.

Cl. VII. Cyperoideae. [24. Eriocaulaceae; 25. Restiaceae; 26. Centrolepidineae; 27. Cyperaceae.]

Cl. VIII. Gramina. [28. Agrostidineae.]

Cl. IX. Juncoideae. [29. Juncaceae; 30. Flagellariaceae.]

Divisio C. Diclines.

Cl. X. Palmae. [31. Phoenicineae.]

Cl. XI. Spadiciflorae. [32. Cyclanthaceae; 33. Pandanaceae; 34. Typhaceae; 35. Araceae; 36. Lemnaceae.]

** **Series Macroblastae.** Embryo macroblastus endospermio destitutus.

Divisio D als einzige Abtheilung der zweiten Reihe, mit gleicher Bezeichnung.

Cl. XII. Helobiae. [37. Najadineae; 38. Alismaceae; 39. Triuridineae. 40. Hydrocharidineae.]

2. Erklärung der Anordnung. — Die vorstehende Zusammenfassung der Monokotylen zu 40 Ordnungen versucht dieselben trotz der Eintheilung in grosse Divisionen doch so zu stellen, dass, soweit es bei einer Reihenanordnung überhaupt möglich ist, die morphologischen Gleichheiten des Baues und auch wirkliche oder muthmassliche Verwandtschaften die nächsten Plätze neben einander erhalten; so z. B. die Stellung der Palmen zwischen Flagellarien und Cyclanthaceen, die Najadineen im Anschluss an die Lemnaceen und Araceen mit in manchen Gattungen ähnlich gebautem Embryo u. s. w. Zugleich versucht diese Anordnung, die nach den oben (pag. 240—251) ausgesprochenen Principien als höchst organisirte Gruppen auftretenden Ordnungen an die Spitze zu stellen. Dies will allerdings bei den Monokotylen schwerer gelingen als bei den Dikotylen, da es an Divisionen mit deutlich in vielen Beziehungen ausgesprochener niederer Organisation fehlt. Die letzte Division, die *Helobiae*, steigt sogar durch ihren makroblasten Embryo gegen die Klasse 11 der *Spadiciflorae* wieder auf, kann aber nicht gut anders angeschlossen werden; andererseits ist die Klasse 1 der *Gynandrae* durch die niedere Ausbildung des Embryos ausgezeichnet und also in dieser Hinsicht tiefer stehend; doch kann man immerhin diese ihre Eigenschaft als eine biologische Anpassungserscheinung von weniger hohem Alter und mit Rücksicht auf ihre Lebensweise und Verbreitung nützlicher Bedeutung ansehen.

Als morphologisch höchst organisirte Blüthengruppe würde nach den oben gemachten Auseinandersetzungen eine solche zu betrachten sein, welche das durch Zygomorphie auf 1 oder wenige fruchtbare Glieder reducirte Andröceum der *Gynandrae* und *Scitamineae* mit dem durch Reduction nur 1 Samenknospe enthaltenden Fruchtknoten der *Gramina* und *Cyperoideae* verbände, jedoch diese Samenknospe in einem unterständigen Fruchtknoten einschlösse und in ihr einen makroblasten Embryo mit Keimungsschutz wie bei *Palmae* reifen liesse, und welche ferner K3 C3 in starker Verschmelzung zu gleichem Zwecke zu einer zygomorphen Röhre mit *Labellum* vereinigte, wie manche Orchideen andeuten.

Es ist daher nach Benutzung der embryonalen Entwicklungshöhe zur Ausscheidung der *Helobiae*, unter denen ich trotz Bentham und Hooker's in den *Genera plantarum* gemachten gegentheiligen Bemerkungen doch die Hydrocharideen mit den Najadeen etc. zu vereinigen für gut halte[1]), die Hauptmasse der Ordnungen nach der Beschaffenheit des Perianthiums und nach der typischen Vertheilungsweise der Geschlechter in 3 grosse Divisionen zusammengebracht, welche eine längere Erklärung fordern.

Es ist oben (pag. 312) von der für die Monokotylen charakteristischen Eigenschaft die Rede gewesen, dass sie zu gleicher Ausbildungsweise in beiden Cyklen des fast immer trimeren Perianths $P3 + 3$ hinneigen. Die dadurch erzeugte äussere Gleichförmigkeit des Diagramms der weitaus grössten Zahl von umhüllten monokotylen Blüthen braucht aber im Wesen nicht vorhanden zu sein;

[1]) Auch Warming hat in seinem Haandbog i den Systematiske Botanik, Kopenhagen 1884, die Hydrocharideen zu den Helobiae gebracht; ebenso Eichler, Syll.

es sind im Gegentheil unter der früher gemachten Annahme, dass Kelch (K) und Corolle (C) wirklich zwei phylogenetisch verschiedene Ursprungsbildungen sind, für äusserlich diagrammatisch gleich in die Erscheinung tretende Blüthen die drei verschiedenen Fälle möglich: $K3C3$ oder $K3+3$ oder $C3+3$.

Nach bei den Dikotylen gemachten Wahrnehmungen, die sich allerdings nur frageweise auf das andere Entwicklungsreich ausdehnen lassen, würden diese 3 Fälle eine tiefe Verschiedenheit zwischen äusserlich ähnlichen Blüthen bedingen; aber es scheint sehr schwierig zu sein, dieselben in allen Ordnungen zu entscheiden. Der erste und einfachste Fall $K3C3$ liegt bei einigen Ordnungen unzweifelhaft vor; als bestes Beispiel dafür mag die auf pag. 246 in Fig. 9 dargestellte *Tradescantia* dienen, bei welcher die drei äusseren grünen Blätter noch besonders durch ihr Stehenbleiben nach der Blüthezeit im Gegensatz zu den am Befruchtungstage selbst schon abwelkenden Petalen als Kelchblätter sich erweisen; denn ein solches Verhalten im Gegensatz zur Corolle scheinen nur ächte Kelche ihrer Hochblattnatur entsprechend zu zeigen, obwohl auch die Corolle eine Reihe interessanter Umbildungen zeigt[1]). Es ist desshalb auch die dritte Unterabtheilung unter der ersten Division der *Petalanthae* (d. h. der mit einer wirklichen Corolle versehenen Monokotylen) mit dem Namen *Dichlamydeae* belegt, da sie so deutlich wie keine Ordnung der beiden ersten Unterabtheilungen (*Epigynae* und *Isochlamydeae*) das Diagramm $K3C3$ zeigt.

Nach den wenigen Merkmalen, welche man zur Unterscheidung zwischen Kelch und Corolle in Blüthen mit einem »*Perianthium aequale*« $P3+3$ vorliegen hat, stehe ich nicht an, das Perianthium zunächst der Juncaceen als einen bicyklischen ächten Kelch zu bezeichnen, $K3+3$. Ich glaube in dieser Meinung nicht allein zu stehen; denn abgesehen von der besonders in früheren systematischen Werken ausgesprochenen Tendenz, die Juncaceen den Cyperaceen etc. anzuschliessen, bis in neuerer Zeit die Gleichheit des Diagramms mit der Liliaceen-Blüthe umstimmend wirkte, haben Bentham und Hooker[2]) unter dem Namen *Calycinae* die Juncaceen zusammen mit den Flagellarien und Palmen von den Liliaceen wiederum getrennt. Und ebenso hat Warming[3]) in seiner Abtheilung Glumifloren die Juncaceen mit Riet- und ächten Gräsern wiederum vereinigt, gestützt auf die Trockenhäutigkeit (d. h. Hochblattnatur) des Perianthiums bei jenen; denn thatsächlich sind die wirklichen Blüthendeckblätter oft ebenso organisirt wie die der Blüthenhülle. Ich weiss wohl, dass der Annahme einer tiefen Wesenverschiedenheit im Perianthium von Juncaceen und Liliaceen nicht unbeträchtliche Bedenken gegenüberstehen, weil bei einigen Gruppen der zu letzteren zugerechneten Monokotylen die trockenhäutige oder spelzenartige Blüthenhülle auch vorhanden ist, bei verwandten Gattungen aber die fleischige blumenkronartige Beschaffenheit gefunden wird. Daraus aber kann der Rückschluss abgeleitet werden, dass unter bestimmten Einflüssen die corollinische Struktur einer Blüthenhülle ohne Aenderung des morphologischen Werthes derselben zur Kelchnatur übergehen kann. Sollte sich dies letztere bestätigen, so wären die Uebergangsformen von Liliaceen zu Juncaceen nicht scheinbar, sondern phylogenetische Verwandtschaft; der Charakter der trockenhäutigen Blüthenhülle, welche dann

---

[1]) Vergl. die sorgfältige Untersuchung von Reiche: Anatom. Veränderungen der Perianthkreise während d. Entwickl. d. Frucht, in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI, pag. 51 mit Taf. 27 und 28.

[2]) *Genera plantarum*, Bd. III.

[3]) Haandbog i den Systematiske Botanik (1884), pag. 175—176.

auch bei Juncaceen und Palmen eine Corolle darstellte, würde dann nur in der allerdings merkwürdigen und von anderen Ordnungsreihen abweichenden Umbildung liegen, könnte aber trotzdem von systematischem Werthe (wenn auch geringerem) bleiben, weil auch diese Eigenschaften mit Zähigkeit festgehalten werden und sich anatomisch wie in der Persistenz dieser Organe äussern. Darum dürfen die für die Durchführung einer versuchten principiellen Scheidung vorhandenen Schwierigkeiten nicht Veranlassung werden, das Princip selbst aufzugeben, sondern es lässt sich immer noch hoffen, dass allmählich mehr Handhaben zur Unterscheidung ächter dicyklischer Kelche und Corollen gewonnen werden.

Die Schwierigkeiten sind z. B. in einer kleinen Abhandlung von Cario über die systematische Stellung von *Narthecium ossifragum* (Botan. Zeitg. 1879, Sp. 681—688) praktisch gezeigt, ohne dass damals schon auf den hypothetischen Unterschied des ächten Kelches und der ächten Corolle eingegangen wäre; es sind die Gruppen darin genannt, welche einen fast unmittelbaren Anschluss von Liliaceen und Juncaceen zu zeigen scheinen, obgleich nicht behauptet werden kann, dass es wirklich so ist.

Das über das Perianthium der Juncaceen gesagte hat dann auch ziemlich gleiche Gültigkeit für die Flagellarien, Palmen, und die übrigen Perianthbildungen der sonst häufig mit nackten Blüthen versehenen Spadicifloren; es fehlt hier meistens an sicheren Anzeichen einer ächten Corolle, während für Deutung als Kelchbildungen mancherlei spricht. Doch ist darauf aufmerksam zu machen, dass bei den Palmen (besonders in ihren männlichen Blüthen) oft eine hinsichtlich der Grösse sehr starke Verschiedenheit zwischen dem kleinen calycinischen äusseren und dem mächtiger entwickelten corollinischen inneren Perianthcyklus ausgeprägt ist und diese Klasse den Liliaceen weit mehr nähert. Nach diesem Punkte erscheint es mir am wahrscheinlichsten, dass die Corolle thatsächlich in calycinische Textur zurückgehen kann und die Formel K3 + 3 daher mehr empirisch, als phylogenetisch richtig ist. —

Ob nun endlich, unter Deutung der Corolle als phylogenetisch selbständig gewordener Staminalbildungen, auch die Formel C3 + 3 bei den Monokotylen eine reale Berechtigung hat, vermag im Augenblick noch nicht entschieden zu werden. Dem Anschein nach ist es in der »*Isochlamydeae homotropae*« wegen der Gleichartigkeit ihrer Blüthenhülle genannten Untergruppe der Fall, und zwar bei den Coronarien und Dictyoneuren. Die Orchideen und Scitamineen haben zwar fast stets einen Kelch von petaloidem Ansehen, besonders die ersteren, aber sie halten doch immer die Natur beider Cyklen getrennt, und das ist das Wichtigste in dieser schwierigen Entscheidung; ich zweifle nicht, dass bei diesen Klassen die Formel K3C3 dem Sachverhalt entspricht.

Eine vorläufige Untersuchung, in diesem Gesichtspunkt angestellt an *Thalia sanguinea (Marantacee)*, ergab hinsichtlich der Anatomie der Epidermis ein mit dieser Voraussetzung übereinstimmendes Resultat. Die petaloid gewordenen Staminen nämlich und der aus drei zarten Petalen bestehende innere Perianth-Cyklus zeigen in der feinen Wellung der Epidermiszellen, im Mangel an Spaltöffnungen und in der der leiterförmigen Anastomosen entbehrenden Nervation eine weitgehende Analogie, während umgekehrt der aus drei, viel robuster gebauten Sepalen bestehende äussere Cyklus trotz seiner rosarothen Färbung hinsichtlich der grösseren und anders geformten Epidermiszellen mit zahlreich auf der Unterseite eingestreuten Spaltöffnungen und den leiterförmig anastomosirenden Nerven mit den Blüthendeckblättern gleichgebaut war; von den zarten, ebenfalls röthlich gefärbten Bracteen der Einzelblüthen bis zu den starken Hochblättern der Inflorescenzzweige und endlich den Laubblättern selbst liess sich hier die Uebergangsweise sehr leicht zeigen. — Eine ausführliche Untersuchung dieser Epidermisbildungen in den fraglichen Abtheilungen monokotyler Blüthen steht noch aus, und sie wird auch leider nicht sehr viel sichere Punkte für die

Argumentation liefern; die allgemeinen Untersuchungen der Blüthenepidermis in neuerer Zeit (z. B. HILLER's Unters. über d. Epid. d. Blüthenbl.; Diss. Berlin 1885) enthalten nichts darüber.

Ebenso wird die Formel K 3 C 3 dem Sachverhalt bei der dritten Klasse, den Bromelioideen, entsprechen, welche in Hinsicht auf ihre Kelchbildung sehr eng mit den Scitamineen zu vergleichen ist. Nicht unwichtig erscheint dabei das Verhalten der Staminalinsertion in der Corollenröhre: von 26 Gattungen der Bromeliaceen haben etwa 10 in der Mehrzahl ihrer Arten 6 *stamina libera*, die übrigen dagegen epipetale Insertion des Andröceums. Dabei sind nun häufig die 3 antipetalen Staminen allein der Kronröhre angewachsen, die 3 antisepalen dagegen frei; sind aber alle 6 Staminen der Kronröhre eingefügt, so stehen sie alle sechs auch nur in dem von C 3 gebildeten dreispaltigen Corollentubus, während der Kelch kein Rohr zur Aufnahme der ihm gegenüberstehenden Staminen bilden kann; er könnte dies auch nur, wenn er mit C 3 in einen gemeinsamen Tubus verwüchse und dann die antisepalen Staminen auf der Mitte seiner Sepalen inserirt trüge, welche nun aber an den Nähten der Corolle angewachsen sind. Dasselbe ist bei den Rapateaceen der Fall, welche ich wegen der Gleichheit ihrer Blüthenbildung zu den Bromelioideen setze: auch hier[1]) ist das ganze aus 6 Gliedern bestehende Andröceum in der dreispaltigen Corolle inserirt, der dreigliederige Kelch dagegen frei. Hierin glaube ich ein Aufrechthalten des ursprünglich tiefer gehenden Unterschiedes zwischen den beiden Cyklen einer ächten Corolle und eines ächten Kelches zu erkennen.

Dagegen finden wir bei vielen Amaryllideen, Irideen, Liliaceen, Smilaceen und den anderen Ordnungen jener 4. und 5. Klasse die grösste Gleichartigkeit der »Kelch- und Corollenbildung« darin ausgedrückt, dass abgesehen von der gleichen äusseren Erscheinung und anatomischen Textur beide in eine gemeinsame, daher sechsspaltige oder nur sechszähnige Blüthenhülle verwachsen und das Andröceum, falls es überhaupt in dieser inserirt ist, gemeinsam inserirt enthalten; das Maiglöckchen liefert das bekannteste Beispiel dieser gemeinsamen aus zwei trimeren Cyklen durch Verwachsung entstandenen Hülle, und Fig. 18 (pag. 312) zeigt es an einem oft besprochenen sehr lehrreichen Beispiel, weil bei diesem ganz genau ebenso das aus A 3 + 3 bestehende, also ebenfalls dicyklische Andröceum nach seiner Insertion im Perianthtubus noch ebenfalls unter sich zu einer sechsstrahligen Staminalröhre verwachsen ist.

Es ist schwierig zu entscheiden, ob wir auch für diese Fälle — deren Natur wir dann auf die ganzen Ordnungen und Klassen zu verallgemeinern gezwungen sind — das Perianthium noch als aus K 3 + C 3 bestehend gelten lassen oder es als eine reine trimer-dicyklische Corollenbildung C 3 + 3 ansehen müssen. Es ist möglich, dass mir bei der Vergleichsübersicht der Dikotylen dieser oder jene Ausnahmefall entgeht; aber es ist mir in diesem Entwicklungsreich nicht ein einziger Fall bekannt, wo ein ächter Kelch mit einer ächten Corolle zu einem gemeinsamen Blumenrohr verschmilzt, in dem der Kelch für die Insertion des Andröceums dieselbe Rolle spielt wie die Corolle. Aber was im einen Entwicklungsreich nicht stattfindet, kann in dem anderen geschehen, und da wir nun einmal hier einer seltenen Ausbildung des Perianthiums begegnen, ist mit Rücksicht auf die verwandten Ordnungen, in welchen der Kelch seine Selbständigkeit bewahrt hat, doch die Erklärung ungezwungener, dass hier (bei vielen Coronarien und Dictyoneuren) die ursprüngliche Verschiedenheit zweier hetero-

[1]) Nach den Abbildungen SCHOMBURGK's in der Abhandlung über *Rapatea Friederici Augusti* Taf. I, 1845.

gener Cyklen auf ein Minimum herabgesunken sei und zuweilen in fast absolute Gleichheit sich verwandelt hat. In diesem Sinne lasse ich auch für die genannten Verwandtschaftskreise die Formel K 3 C 3 als hypothetische Erklärung gelten, und somit halte ich sie in der ganzen Division A: *Petalanthae*, für rationell, während ich in der Division B: *Glumiflorae*, die Corollenbildung für unterdrückt betrachte. — Die Untergruppen der *Petalanthae* sind leicht verständlich: ein kleiner Theil der zugehörigen Ordnungen, die Klasse VI, *Enantioblastae*, zeichnet sich durch orthotrope Samenknospen aus, in Folge dessen der Embryo natürlich antitrop an der Spitze des Samens liegt; die ersten 5 Klassen haben dagegen anatrope Samenknospen, also eine dem aufsteigenden Funiculus und Raphe ungefähr gleichlaufende Embryorichtung im Samen. Aus ihnen scheide ich die ersten beiden Klassen mit gleichzeitig unverändert beibehaltenem *Germen inferum* und *Flores zygomorphi* aus und stelle sie an die Spitze; den Anschluss an sie bilden in den folgenden Klassen die noch häufig mit Unterständigkeit des Fruchtknotens und einer Neigung zur zygomorphen Ausbildung im Perianthium versehenen Bromeliaceen.

Bei den *Glumiflorae* fehlt also die ächte Corollenbildung und ist entweder durch Kelchbildungen ausschliesslich, oder nur durch Bractealbildungen wie bei den Gräsern ersetzt. Sie beginnen im Anschluss an die Klasse der Enantioblasten mit solchen Ordnungen, welche wie diese ebenfalls antitrope Embryonen im Samen haben, deren Bau aber ganz allmählich zu den Cyperaceen überleitet. Das Germen ist immer oberständig.

In den ersten beiden Divisionen sind nur einzelne Ordnungen hinsichtlich der Geschlechtervertheilung diklin; dieser Charakter beherrscht die dritte Division: *Diclines*, obgleich auch in ihr monokline Blüthen vorkommen. Im Perianthium steht dieselbe gleich mit der zweiten, nämlich Bracteen oder deren Ausbildung zu hochentwickelten Kelchen, vielleicht aber auch mit der ersten Division. Die Samenknospen sind von der orthotropen bis zur anatropen Richtung höchst verschiedenartig gebildet, und was bei den vorigen Abtheilungen ein hervorragender Ordnungscharakter war, ist hier durch ganz andere Eigenthümlichkeiten ersetzt. Auch hier ist das Germen immer oberständig.

Die letzte Division (*Macroblastae*) enthält im bunteren Wechsel sowohl Ordnungen mit ober- als mit unterständigem Germen, mit oligomeren und polymeren Ovarien, mit Kelch und Corolle oder nur Kelch oder mit nackten Blüthen. Es ist eine Division, deren Natürlichkeit schwer zu begreifen ist, wenn man sie nicht in dem Uebergang der Charaktere von einer Ordnung zur anderen erfasst, und bei der daher als zusammenfassende Eigenschaft nur der alsbald noch eingehender zu besprechende Bau des Embryos gelten kann.

Ueberblick über die Literatur zur Classificirung der Monokotylen. — Seitdem JUSSIEU selbst seine Abtheilung der Monokotylen nach der Hypo-, Peri- und Epigynität in grössere Gruppen brachte, haben sich diese allmählich ziemlich gleichmässig bei sehr verschiedenen Autoren geordnet; das Princip JUSSIEU's wurde auf seinen wahren Werth herabgesetz und seit den ersten Decennien dieses Jahrhunderts durch Hinzunahme des Embryos zur Gruppenbildung verbessert; gewisse Ordnungsverbindungen, wie z. B. Graminen und Cyperaceen, Palmen mit Pandaneen und Araceen etc., endlich die der lilienartigen Gewächse in Klasse IV und V, sind fast überall gleichmässig zu finden und es schwankt mehr die allgemeine Anordnung und der Versuch, diese fest stehenden Hauptgruppen unter einander zu verbinden und die einzelnen Ordnungen von weniger ausgesprochenem Charakter an sie anzuschliessen. Eine kurze Zusammenfassung der wichtigeren Anordnungen siehe im Journal of Botany, März 1877, pag. 72.

Die Neuzeit brachte mehrere besondere Discussionen über die Gruppenbildungen bei den Monokotylen. So besonders eine Abhandlung von BENTHAM

über diesen Gegenstand (On the distribution of the Monocotyledoneous orders into primary groups; Journ. Linn. Soc. vom 2. Nov. 1876, London 1877), in der als erste Gruppe die der *Epigynae* in vollem Umfange: *Hydrocharideae*, *Scitamineae*, *Orchideae*, *Burmanniaceae*, *Irideae*, *Amaryllideae*, *Taccaceae*, *Dioscorideae* und *Bromeliaceae*, aufgestellt wird; darauf folgen die *Coronariae* im ausgedehnten Sinne Endlicher's: *Roxburghiaceae*, *Liliaceae* und Verw., *Philydreae*, *Xyrideae*, *Commelinaceae* und auch *Juncaceae*, *Palmae*. Hierdurch werden die Hydrocharideen von den eng damit verwandten Alismaceen und Najadeen getrennt, welche beide im Anschluss an die Lemnaceen zur dritten Division: *Nudiflorae* (*Pandaneae*, *Aroideae*, *Typhaceae* etc.) gebracht sind, obgleich das Perianthium der Alismaceen doch dem der Hydrocharideen entsprechend vorhanden ist. Die vierte Division: *Glumales*, mit den *Eriocauloneae*, *Centrolepideae*, *Restiaceae*, *Cyperaceae* und *Gramineae* hat dadurch den, wie es scheint, guten Anschluss an die Juncaceen und Xyrideen verloren. Um dieser Hauptgründe willen, zu denen noch eine Reihe anderer kommt wie z. B. die nicht ganz ausdrucksvolle Stellung der Palmen, habe ich mich dieser, in veränderter Form auch in die *Genera plantarum* von Bentham und Hooker aufgenommenen Eintheilung nicht anschliessen können. In einigen Punkten scheint mir die Umänderung, welche Boulger in der erwähnten Revision des Journal of Botany (Bd. VI, pag. 74, 1877) gemacht hat, natürlicher zu sein; er hat wenigstens in den *Helobiae* ebenfalls die Hydrocharideen mit den Najaden etc. vereinigt, aber auch die Liliaceen-artigen Ordnungen mit unterständigem Fruchtknoten von den oberständigen als durch einen Charakter ersten Ranges getrennt gehalten.

Die systematische Eintheilung der Monokotylen von Caruel (Pensées sur la taxonomie botanique, in Engler's botan. Jahrbüchern f. Systematik etc. Bd. IV, pag. 589 und Bd. V, pag. 34) ist, wenngleich auf ganz anderen Principien als die meinige aufgebaut, dieser dennoch in vielen Stücken ähnlich. Die primären Gruppen: 1. *Lirianthae*, 2. *Hydranthae*, 3. *Centranthae* decken sich thatsächlich ad 1 mit meiner Reihe der *Microblastae*, ad 2 und 3 mit den Macroblastae; dass letztere in die beiden selbständigen Gruppen *Hydranthae* und *Centranthae* geschieden sind, ist nur dem eigenthümlichen Bau der Najadeen zu Folge geschehen und erscheint übertrieben; will man die *Macroblastae* trennen, so erscheint es richtiger (wie auch Boulger gethan hat), die Trennung nach ober- und unterständigem Fruchtknoten in Alismaceen-Najaden und Verwandte, bezüglich in Hydrocharideen vorzunehmen. Caruel's »*Lirianthae*« umfassen nun also alle übrigen Ordnungen von den Orchideen bis Gräsern herab; sie beginnen unter *Labelliflorae* mit den Gynandreen und Scitamineen wie in der hier gegebenen Eintheilung, aber Caruel lässt im Anschlusse an diese Ordnungen mit unterständigem Fruchtknoten eine Reihe anderer oberständiger mit zygomorpher Corolle folgen (Philydraceen, Pontederiaceen, Commelinaceen), was nicht zweckmässig erscheint zumal für die so oft aktinomorphen Commelinaceen. Die zahlreichen dann folgenden typisch aktinomorph gebauten Ordnungen umschliessen unter den *Liliiflorae* die Bromelioideen, Coronarien, Dictyoneuren, Enantioblasten mit Ausschluss der Commelinaceen, die Eriocaulaceen, Restiaceen, Juncoideen und Palmen der von mir gegebenen Anordnung, unter den *Spadiciflorae* dieselben Ordnungen wie bei mir, unter den *Glumiflorae* die Centrolepideen, Gräser und Cyperaceen. Die Anordnung von Maout und Decaisne im »Traité« etc. stimmt mit der meinigen fast völlig überein.

Es geht daraus hervor, dass abgesehen von den unvermeidlichen Meinungsverschiedenheiten über die Zweckmässigkeit irgend einer Reihenanordnung doch auch die Ansichten über den Werth des einen oder anderen morphologischen Charakters zur Bildung der Hauptgruppen noch nicht einmal bei den Monokotylen geklärt sind. Es ist aber zu hoffen, dass darüber in Zukunft mehr vergleichende Einzeluntersuchungen gemacht werden, um diese vornehmste Aufgabe der natürlichen Systematik der Lösung näher zu führen.

3. Die hauptsächlichsten Blüthen- und Frucht-Charaktere der Klassen und Ordnungen in den Monokotyledonen.

Erste Reihe: Microblastae.

Schon JUSSIEU selbst spricht in seinen *Genera plantarum* die Erwartung aus, dass aus der Keimungsweise und den Entwicklungszuständen des Embryos im Samen selbst beständige und leicht fixirbare Charaktere ersten Ranges zur Abtheilung der Ordnungen sich ergeben möchten. Gerade bei der sonstigen vielfältigen Gleichmässigkeit im Aufbau der Blüthe tritt bei den Monokotylen das Bedürfniss in höherem Grade auf; und was die Praxis wünscht, fordert die wissenschaftliche Systematik schon für sich allein. So sind seit langer Zeit die Samen der Monokotylen und ihre Keimungsweise ausführlicher untersucht und systematisch verwerthet, als Eintheilungsmerkmal ersten Ranges besonders von BRONGNIART.[1]) Es hat sich auch dabei ergeben, dass geringere Verschiedenheiten im Samenbau oft nicht mit der Verwandtschaft in den übrigen Organen zusammenfallen. So macht DUVERNOY[2]) darauf aufmerksam, dass die einander im Blüthenbau so ähnlichen *Leucojum vernum* und *aestivum* ziemlich verschiedene Samenbildungen zeigen, während andererseits die als Gattungen getrennt gehaltenen *Leucojum vernum* und *Galanthus nivalis* in Frucht und Samen vollkommen miteinander übereinstimmen; ferner schliesst sich die Amaryllidee *Alstroemeria* durch die Art ihrer Keimung den Smilaceen an.

Inwieweit aber bei den Monokotylen, von einzelnen Ausnahmen abgesehen, eine ganze Reihe von Ordnungen sich auch stets durch einen bestimmten Typus ihrer Keimungsformen kennzeichnet, geht wiederum aus den vergleichenden Studien von KLEBS[3]) hervor, auf welche auch zugleich in Hinsicht der von den Dikotylen gebotenen Unterschiede verwiesen werden mag.

Die erste Reihe der Monokotylen, 36 von allen Ordnungen umfassend, zeichnet sich durch fast regelmässig sehr mächtige Endospermentwicklung aus, während der Embryo selbst klein, oft winzig im Vergleich zum Endospermgewebe, bleibt. In der Hauptmasse der Fälle entwickelt er sich aus anatropen Samenknospen und ragt vom unteren Ende des Samens mitten in das mit Protein oder Stärkemehl erfüllte Endospermgewebe hinein, oft nur bis zum unteren Drittel, seltener über die Mitte hinaus; die Art der Reservestoffe ist ebenfalls von hoher systematischer Bedeutung: die Gräser und Verwandte haben nur Stärkemehl, die Liliaceen z. B. als Regel Protein, und bei der praktischen Schwierigkeit für die Trennung der Juncaceen und Liliaceen hat man daher auch nicht selten das *endospermium farinosum*, bezüglich *albuminosum*, als letztes Kriterium ange-

---

1) Énumeration des genres de plantes. Paris 1843.

2) Untersuchungen über Keimung, Bau und Wachsthum der Monokotyledonen; Stuttgart 1834, pag. 10.

3) Beiträge zur Morphologie u. Biologie der Keimung; Untersuchungen aus dem botan. Institut in Tübingen, Bd. I (1885); Monokotylen; pag. 564—578.

nommen. Bei einigen Ordnungen, in erster Linie bei den Gräsern, liegt der Embryo nicht im, sondern seitlich am Endosperm in einer zur Samenachse schiefen Lage. In den an die makroblasten Samen am nächsten herankommenden Samen, wie z. B. bei *Typha* und manchen Araceen, geht der Embryo vom Mikropylenende bis zur *Chalaza* des Samens gross und stark mitten durch das Endosperm hindurch, und von diesem Bau bis zu dem der zweiten Reihe, wo der Embryo schon im Samen sein Nahrungsgewebe aufgezehrt und sich an dessen Stelle gesetzt hat, ist nur ein weiterer Schritt, sodass die Ordnungen der zweiten Reihe am besten an die Spadicifloren angeschlossen werden, zumal einige von ihnen, die Lemnaceen und eine kleinere Zahl echter Araceen, überhaupt schon zu den endospermlosen Monokotylen gehören; die Lemnaceen wurden daher auch schon von BRONGNIART (a. a. O. pag. 16) mit den Najadeen unter die *Helobiae* (oder *Fluviales)* gesetzt uud von den Spadicifloren abgerückt. — In einer geringeren Zahl von Ordnungen der ersten Reihe entwickeln sich Embryo und Endosperm aus orthotropen Samenknospen, sodass die Radicula dem Hilum des Samens gegenüber liegen muss; hier kommen oft merkwürdige Samenformen vor, wie z. B. bei den Commelinaceen, wo der Embryo unter einer als Keimungsdeckel auftretenden »Papilla« mitten in der Oberfläche der einer flachen Scheibe gleichenden Samen eingesenkt liegt.

Diejenigen Monokotylen, welche einen nur aus wenigen Zellen bestehenden Nucleus mit auf sehr niedriger Stufe differenzirtem Embryo haben, schliessen sich aus Gründen ihrer sonstigen Organisation fast alle dieser ersten Reihe an, nämlich die Orchideen, Apostasiaceen, auch Burmanniaceen[1]), und diese Stellung erscheint ja auch natürlich. Doch lassen sich die Triurideen mit einem wahrscheinlich ähnlichen Samenbau trotzdem nicht in die erste Reihe bringen, sondern nur frageweis den Alismaceen anhängen, so dass auch die zweite Reihe als Ausnahme den *Embryo indivisus* enthält.

Divisio A. Petalanthae.

Perianth dicyklisch: K3 C3, aktinomorph oder zygomorph, ausnahmsweise wie in den übrigen Blüthencyklen 2- oder 4-mer. In der geringeren Zahl der Fälle zeigen sich die beiden Cyklen des Perianths in Structur und Persistenz stark verschieden (Commelinaceen); in den meisten Blüthen treten beide als wenig verschiedene corollinische Phyllome auf, oder besitzen beide grüne Färbung verbunden mit der zarten Struktur von Petalen. Entweder K3C3 sämmtlich frei, oder K3 unter sich verwachsen und C3 vom Kelch umschlossen und selbst verwachsen, oder K3 und C3 zu einem sechsgliedrigen gemeinsamen Perianth verwachsen. — Andröceum der Anlage nach dicyklisch A3+3 (bei Dimerie oder Tetramerie des Perianths sich an dessen Numerus anschliessend) und daher meist sechsgliedrig, wenn nicht durch Blüthenzygomorphismus Glieder ausgefallen sind; die beiden Cyklen in den verschiedensten Insertionsverhältnissen, unter sich getrennt oder selten verwachsen.

Gynäceum aus 3 synkarpen Ovarien mit einer meistens grossen Zahl anatroper oder orthotroper Samenknospen an parietaler oder centraler Placentation mit Dissepimenten. — Mit Ausnahme einer Ordnung (20) sind die Blüthen monoklin.

[1]) Ueber den Embryobau vergleiche JOHOW in PRINGSHEIM's Jahrbüchern f. wiss. Botanik, Bd. XVI, pag. 438, Taf. 18.

Diese Division zerfällt in drei leicht unterscheidbare, und, wie es scheint, ziemlich natürlich zusammenhängende Untertheile, für welche folgende Principien gelten:

a) Subdivisio *Petalanthae epigynae zygomorphae.*

Perianthium mit dem Andröceum epigyn. Die Cyklen des Kelches und der Corolle stets von einander getrennt, in Struktur und Färbung stark oder wenigstens deutlich von einander abweichend; die Corolle durch Zygomorphie in ihren Gliedern stark verschieden, das unpaare (von der Achse abgewendete oder ihr zugewendete) Petalum durch Grösse, Form und Farbe abweichend. Das in der Anlage sechsgliedrige Andröceum lässt durch den Blüthenzygomorphismus 1 bis 5 seiner Glieder abortiren; die abortirenden Glieder werden petaloid oder verwachsen mit dem Stylus zu einer Säule. Das trimere Gynäceum bildet ein, das Perianth und Andröceum scharf abgesetzt tragendes unterständiges Germen, in dem anatrope Samenknospen meist in grosser Zahl parietal oder central placentirt stehen.

Hierher die Klassen I und II.

b) Subdivisio *Petalanthae isochlamydeae homotropae.*

Die Cyklen des Kelches und der Corolle von einander getrennt oder in ein gemeinsames Perianth verwachsen, in Struktur und Färbung deutlich (Klasse III) oder wenig (Kl. IV und V) von einander abweichend, beide fast stets aktinomorph oder nur selten schwach zygomorph. Das sechsgliedrige Andröceum auch in den schwach zygomorphen Blüthen in allen Gliedern frucht bar; in einigen Ordnungen abortirt als Regel oder Ausnahme einer der beiden Cyklen, und das Andröceum besteht dann nur aus 3 freien, fruchtbaren Gliedern; Insertion des Andröceums hypogyn, perigyn, epigyn; oder in der Röhre der verwachsenen Corolle epipetal oder in der Röhre des sechsgliedrig verwachsenen Perianths epitepal! Das trimer-synkarpe Gynäceum ein unterständiges Germen bildend (Ordnung 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 20), oder frei im Innern des Perianth, fast stets dreifächerig (einfächerig bei Ordnung 12, 13, 16); in jedem Fache; viele (seltener 1—2) anatrope Samenknospen.

Hierher die Klassen III, IV und V.

c) Subdivisio *Petalanthae dichlamydeae antitropae.*

Die Cyklen des Kelches und der Corolle scharf von einander getrennt der grüne Kelch chorisepal, die zarte Corolle chori- oder sympetal, beide aktinomorph oder zygomorph. Das Andröceum monocyklisch oder dicyklisch, in den zygomorphen Blüthen mit einzelnen auf Staminodien reducirten Gliedern Insertion hypogyn oder seltener epipetal. Das trimer-syncarpe Gynäceum frei im Innern des Perianths, 1—3fächerig; in den Fächern je eine oder wenige, seltener viele orthotrope Samenknospen.

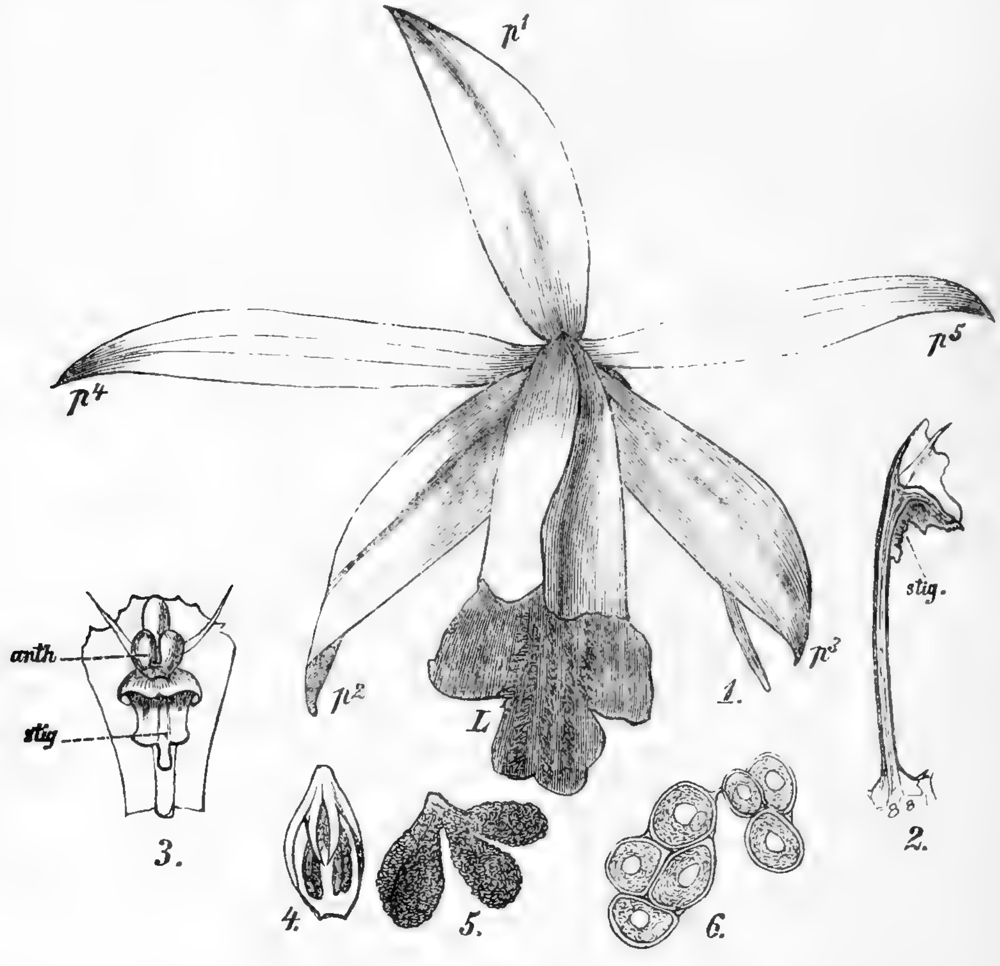
Hierher die Klasse VI.

Von den 22 die ganze Division *Petalanthae* bildenden Ordnungen gehören also sämmtliche mit orthotropen Samenknospen und antitropen Embryonen versehenen Pflanzen zur Subdivision c, welche ausserdem nur oberständige Fruchtknoten aufweist. In den Subdivisionen a und b sind die Samenknospen anatrop und die Embryonen homotrop; die Fruchtknoten sind in a immer unterständig, in b theilweise unter- und theilweise oberständig. Es muss daher die stark ausgeprägte Zygomorphie besonders des Andröceums hinzukommen, um die Subdivision a von der zweiten abzuscheiden. Die normale Kelchnatur ist am stärksten in der dritten ausgeprägt.

Die Klassen und Ordnungen der *Petalanthae.*

Klasse I: **Gynandrae.** K3C3 mit starker Zygomorphie, beide corollinisch, epigyn. Andröceum aus nur 1 oder 2 (ausnahmsweise 3) fruchtbaren Gliedern, die übrigen abortirt und mit dem aus dem unterständigen Germen austretenden Stylus zu einer Befruchtungssäule, dem Gynostemium verwachsen; Pollen durch elastische Fäden unter sich zusammenhängend oder zu wachsartigen Massen vorschmolzen, für alleinige Uebertragung durch Insecten organisirt! Das unterständige, aus G(3) gebildete Germen einfächerig oder dreifächerig mit zahlreichen anatropen Samenknospen, aus welchen zahlreiche, winzige Samen heranwachsen mit wenigzelligem Nucleus ohne ausgebildete Gliederung des Embryo in Achse und Kotyledon (»*Embryo indivisus*«) in einer lockeren und netzförmig gerippten Testa. — Kräuter mit scheidigen Blättern.

Nur zwei Ordnungen von Stauden, eine sehr zahlreich und die andere fast monotypisch:



(B. 520.) Fig. 22.

Coelogyne Lagenaria, Blüthe mit Analyse; 1 Blüthe von vorn, p^1—p^3 die Sepalen, p^4—p^5 die paarigen Petalen, L das unpaare Petalum (Labellum) die Sexualorgane einschliessend; 2 das Gynostemium, stig das Stigma; 3 oberes Ende desselben, anth die Anthere; vergrössert und mit herausgenommenen Pollenmassen 4—6.

1. Orchidineae. Von den drei Petalen ist das unpaare (ursprünglich nach hinten gerichtet, aber fast immer durch eine halbe Drehung oder Inversion median über die Bractee nach vorn fallend) in Grösse, Form und Zeichnung von den beiden seitlichen auffallend verschieden und wird als Labellum bezeichnet. Gynostemium den ganzen Stylus bis zum Stigma in sich schliessend, oben die fruchtbaren Antheren tragend. Das lange unterständige Germen einfächerig mit 3 parietalen, weit nach innen vorspringenden Doppelplacenten. (Siehe Fig. 22.)

2. Apostasiaceae. Das unpaare Petalum nicht zum Labellum umgebildet. Gynostemium kurz, eine über dem Fruchtknoten aufsteigende Säule bildend, von welcher alsbald die 2 oder 3 fruchtbaren Antheren abzweigen und den grössten Theil des Stylus frei zwischen sich durchlassen. Das unterständige Germen dreifächerig mit centraler Placentation.

Diese kleine, aus nur 2 Gattungen bestehende Ordnung scheint demselben Stamme wie die zahlreichen Orchideen selbst anzugehören und die auffallende Blüthenbildung der letzteren zu erklären, indem sie ihrerseits Verbindung zu den mit aktinomorphen Blüthen versehenen Hypoxideen zeigt. Es würden danach die Orchideen aus diesem Verwandtschaftskreise entprossen und durch die weitgehendste Zygomorphie der Blüthe in ihren Charakteren umgewandelte Abkömmlinge sein. — Die mit *Cypripedium* am nächsten zusammenhängende Orchideen-Gattung *Selenipedium* besitzt ebenfalls ein kurzes Gynostemium und einen dreifächerigen Fruchtknoten, stellt also ein Mittelding dar, auf welche hin man berechtigt ist, Orchideen und Apostasieen nur im Verhältniss von Unterordnungen zu rangiren.

Klasse II: **Scitamineae.** K3 aus schmalen, grünlich oder corollinisch gefärbten und von der Corolle abweichend gebauten, schwach zygomorphen Sepalen; C3 häufig innerhalb der Sepalen verwachsen, bunt gefärbt und von zarter Struktur, den Kelch oft weit überragend, schwach oder stark zygomorph; (ausnahmsweise K3G3 ein gleichartiges sechsblättriges Perianth darstellend.) Andröceum durch Abortus von 1—5 Gliedern aus nur 5—1 fruchtbaren Gliedern in durch Blüthenzygomorphie oft verschobenen Stellungen, die abortirten Glieder meistens in petaloide Staminodien (von der Corolle sehr ähnlicher Struktur) umgewandelt; Pollenkörner frei. Das unterständige Germen aus G(3) 1—3 fächerig; Samenknospen anatrop, an den Placenten je 1—∞; Stylus nur an der Basis an das Andröceum angewachsen oder in seiner ganzen Länge frei zwischen den Staminen. Im Samen schliesst ein mehliges Endosperm den geraden oder gekrümmten, axilen Embryo ein. — Kräuter mit langscheidigen Blattstielen. Blätter fiedernervig ohne Randnerv.

Die hierher gehörigen Gattungen hängen alle unter sich durch vielerlei Beziehungen zusammen und sind unzweifelhaft Glieder einheitlichen Ursprungs. Diese nahe Verwandtschaft bewirkt Schwierigkeiten in der Unterscheidung der einzelnen Zweige dieses Stammes; während man früher meistens 3 Ordnungen (Zingiberaceen, Cannaceen oder Marantaceen, Musaceen) unterschied, hat man entweder in neuerer Zeit die Cannaceen von den Marantaceen auch als selbständige Ordnung abgeschieden, oder hat alle diese Theile als zu einer einzigen natürlichen Ordnung gehörig betrachtet. Mir scheinen die drei erstgenannten unter sich viel inniger zusammenzuhängen als die Musaceen mit diesen, und ich schlage daher eine Gliederung in zwei Ordnungen vor:

3. Zingiberaceae. (*Zingiberaceae*, *Cannaceae* und *Marantaceae* der Autoren.) Nur 1 fruchtbares Stamen; die übrigen theils völlig abortirt, theils in petaloide Staminodien umgewandelt und unter sich nach Art zygomorpher Corollen orientirt.

4. Musaceae. Von dem Andröceum A3 + 3 ist nur das (der Achse zugewendete) hintere Glied abortirt; (dasselbe ist bald dem äusseren, bald dem inneren Cyklus angehörig, daher antisepal oder antipetal;) die 5 fruchtbaren Glieder unter sich frei.

Klasse III: **Bromelioideae.** K3C3 aktinomorph oder durch einseitige Krümmung zu schwacher Zygomorphie hinneigend, beide Cyklen scharf von einander geschieden; die Sepalen frei oder zu einem kurzen Tubus verwachsen, grün oder bunt gefärbt von fester Textur; die Petalen von etwa doppelter Länge und an der Basis zu kurzem oder langem Rohr verwachsen, corollinisch.

A3 + 3 in epipetaler, epigyner oder perigyner (nie eigentlich hypogyner) Insertion. G(3) zu einem dreifächerigen Germen verwachsen, welches fast immer der Basis des Perianths angewachsen ist und daher ganz unterständig, halb unterständig, oder oberständig mit breiter Basis dem fleischigen Blüthenstiel zwischen der Perianthbasis aufsitzend auftritt; Samenknospen anatrop, in den Fächern 1—∞. Im Samen liegt der kleine Embryo nahe am Rande in einer Höhlung, umgeben von mehligem Endosperm. — Blätter parallelnervig mit Anastomosen nach dem streifigen Typus, in Rosetten.

5. Bromeliaceae. Blüthen in den Achseln einfacher Bracteen. Antheren mit Längsspalten sich öffnend. Germen ganz-, halb-unterständig, oder oberständig; 3 Stigmen auf dem langen Stylus. Samenknospen sehr zahlreich in den Fächern (selten wenige).

6. Rapateaceae. Blüthen von einer mehrblättrigen Hülle (Bracteal-Cyklen) umgeben. Antheren mit Poren aufspringend. Germen oberständig; Stigma ungetheilt; Samenknospen 1 bis etwa 8 in den Fächern.

Diese kleine Ordnung ist von den Autoren verschieden gestellt; da die Hauptgattung *Rapatea* nach der Vegetationsweise zuerst als den Juncaceen verwandt betrachtet wurde, hat sich auch diese Meinung noch gegenwärtig vielfach erhalten. SCHOMBURGK hält sie für Verwandte der Juncaceen, Commelinaceen und Bromeliaceen. Ich gebe der letzteren Verwandtschaft unbedingten Ausdruck, da die Corolle mit den ihr eingefügten 6 Staminen zu langem Rohr verwachsen nur in dieser Divisionsabtheilung vorkommt.

Klasse IV: **Coronariae.** K3 C3 aktinomorph oder seltener zygomorph (Ordnung 14, 15, 16; Ausnahmen der anderen), entweder alle 6 Phyllome frei oder unter einander zu einem gemeinsamen sechsgliedrigen Tubus verwachsen, beide Cyklen in Stellung, Insertion, Textur, Färbung, Verwachsung und in in ihrem Verhalten zum Andröceum nur wenig geschieden oder von fast völliger Gleichheit. Andröceum meistens dicyklisch, seltener monocyklisch durch Abort des zweiten Cyklus, dem sechsblättrigen Perianthium inserirt oder epigyn, perigyn, hypogyn. Germen aus G(3) unter- bis oberständig, dreifächerig oder mit parietaler Placentation, mit 1 — ∞ anatropen Samenknospen in jedem Fach. Im Samen liegt der Embryo gerade oder etwas gekrümmt in der Mitte des starken, eiweisshaltigen Endosperms, die Radicula am oder neben dem Hilum. — Blätter parallelnervig mit Anastomosen nach dem streifigen Typus, in spiraligen Rosetten oder in lockerer Alternanz, mit breiten Scheiden den Stengel umfassend (oder ausnahmsweise mit schmalem, scharf abgesetzten Stengelknoten: einige *Liliaceae).*

Die Klasse der *Coronariae* ist in ENDLICHER's System in anderer Fassung unter demselben Namen vorhanden, wo sie die Juncaceen, Philydraceen, Pontederiaceen, Liliaceen und Smilaceen mit einander vereinigt; die Dioscoreaceen und Taccaceen sind dagegen zu einer besonderen Klasse *(Artorhizae)* erhoben, und die Ordnungen mit Lilienblüthen aber unterständigem Fruchtknoten: Haemodoraceen, Vellosieen, Amaryllideen, Hypoxideen und Irideen, sind zusammen mit den Bromeliaceen als »*Ensatae*« in eine neue Klasse gebracht; ähnlich haben BENTHAM und HOOKER die Ordnungen disponirt. Ich halte dafür, dass in diesem Falle dem unter- resp. oberständigen Fruchtknoten ein zu grosses Gewicht beigelegt ist und habe daher die Vereinigung darnach nicht angenommen; auch lässt sie sich wegen des Schwankens in einigen Ordnungen nach der Germeninsertion gar nicht durchführen. Aus oben (pag. 310) ausführlicher besprochenen Rücksichten habe ich die Dioscoreaceen mit den Smilacineen und den eng damit durch *Paris* zusammenhängenden Roxburghiaceen vereinigt, wenn hier auch nur aus der Stengel- und Blattmorphologie entlehnte Charaktere maassgebend sind, und ihnen die Bezeichnung *Dictyoneurae* gegeben. Die grosse Verwandtschaft direkt phylogenetischer Art zwischen diesen (Smilaceen wie *Convallaria* u. a.) und den ächten Liliaceen findet trotzdem in der unmittelbaren Anreihung

der Ordnungen ihren Ausdruck. — Die Philydraceen weichen vom Bauplan aller dieser Ordnungen recht weit ab, scheinen aber dennoch sich hier am nächsten anzuschliessen, wenn sie nicht zu einer besonderen Klasse erhoben werden sollen.

7. Haemodoraceae. K 3 C 3 aktinomorph oder schwach zygomorph um das unterständige, halboberständige oder mit breitem Ringe im Perianth eingefügte Germen stehen bleibend, frei oder gewöhnlich in ein oft sehr langes aussen wolliges gemeinschaftliches, sechsspaltiges Blumenrohr mit 2-reihig gestellten Zipfeln verwachsen. A 3 + 3 oder durch Abortus 3 mit einigen Staminodien, dem Perianth eingefügt. Samenknospen anatrop oder hemitrop, zu 1—∞ in jedem Fach; Samen mit dick lederartiger, seltener mit dünner Testa. — (Kräuter mit knolligem, sich nicht selten stammartig über die Erde erhebenden Rhizom und schmalen, breitscheidigen Blättern.)

8. Velloziaceae. K 3 C 3 aktinomorph zu einem gemeinsamen, oben sechsspaltigen Blumenrohr mit 2-reihig gestellten Zipfeln verwachsen, mit seiner Basis dem dadurch unterständig werdenden Germen durchaus angewachsen und in die Frucht eingehend. A 3 + 3 oder $A 3^{\infty} + 3^{\infty}$, dem Schlunde des Blumenrohrs eingefügt; jedes Stamen einfach mit verbreitertem Filament oder durch Chorise auf (meist je 3) bündelartig zusammenhängende Glieder vermehrt. Germen dreifächerig, im Grunde des Blumenrohrs eingewachsen, mit ∞ Samenknospen; Frucht eine holzige von den Resten des Perianths gekrönte Kapsel mit zahlreichen zusammengedrückten Samen. — (Holzige, oft stark verzweigte Stämme mit apical zusammengedrängten Blattrosetten und schmalen, breitscheidigen Blättern.)

Als eigene Ordnung, die beiden Gattungen *Vellozia* und *Barbacenia* umfassend, nach SEUBERT in *Flora brasiliensis* Bd. III, Thl. I, pag. 65. Andere Autoren ziehen dieselben zur vorigen oder zur folgenden Ordnung; doch scheint sie einen selbständigen Stamm darzustellen.

9. Amaryllidineae. (Vergl. die Fig. 18 auf pag. 312 von *Hymenocallis*). K 3 C 3 aktinomorph (selten schwach zygomorph), über dem scharf unterständigen Germen frei mit zweireihig gestellten, gleichartigen aber oft verschiedengestaltigen Cyklen, oder in ein gemeinschaftliches und in 6 Zipfel getheiltes Blumenrohr (mit zuweilen stattfindender Coronabildung) verwachsen. A 3 + 3 epigyn oder bei verwachsenem Perianth dessen Rohr eingefügt. Das unterständige Germen ist durch Zusammenstossen der drei parietalen Doppelplacenten unvollkommen dreifächerig; Samenknospen anatrop in jedem Fach in 2 Reihen übereinander (selten wenige); Frucht eine vielsamige Kapsel oder Beere, Samen mit häutiger Testa; Embryo klein, neben dem Hilum im Endosperm eingeschlossen. — (Kräuter mit Zwiebel- oder Knollenbildung, seltener niedere Holzstämme; Blätter schmal mit breiten Scheiden umfassend).

Die Placentation wird gewöhnlich als central in dreifächerigem Fruchtknoten angegeben; ich kann diese Anschauung nicht theilen, da bei den untersuchten Gattungen im Centrum ein dreieckiger Hohlraum übrig bleibt, um den die von der Wand herkommenden Placenten herumbiegen und die Samenknospen nach aussen gerichtet tragen.

10. Hypoxidineae. K 3 C 3 aktinomorph über dem scharf unterständigen Germen frei. A 3 + 3 epigyn und der Basis des Perianths verwachsen. G 3 dreifächerig; Samenknospen (hemitrop?) ∞ zweireihig in den Fächern; Samen (mit spröder schwarzer Testa) häufig mit schnabelförmigem Wulst (Strophiolum) neben dem seitlichen Hilum; Embryo quer zum Hilum durch das Endosperm sich erstreckend. — (Kräuter mit Rhizomen und schmalen, gefalteten, mit breiten Scheiden umfassenden Grundblättern).

11. Iridineae. K 3 C 3 aktinomorph oder zygomorph, über dem scharf

unterständigen Germen frei oder in ein gemeinschaftliches Blumenrohr verwachsen, bunt corollinisch. A3 antisepal; der antipetale Staminalcyklus abortirt, Antheren nach aussen aufspringend. Samenknospen in dem vollkommen dreifächerigen Fruchtknoten ∞, in 2 Reihen fachweise übereinander. Vielsamige Kapsel; Embryo klein, neben dem Hilum. — (Kräuter mit Knollen oder Rhizomen; Blätter schmal mit breitscheidiger Basis, oft nach der Phyllotaxie 1/2.)

12. Taccaceae. K3 C3 über dem unterständigen Germen zu einem breiten, in 6 zweireihig gestellte Zipfel auslaufenden, krugförmigen Rohre verwachsen, grünlich oder corollinisch. A3 + 3 im Perianth ohne Filament sitzend mit geflügelten Antheren. G (3) einfächerig, mit kurzem Stylus unter den 3 breiten Stigmen; Samenknospen ∞ amphitrop auf freiem Funiculus. Frucht eine Beere. — (Stauden mit knolligem Wurzelstock und grundständigen Blättern, letztere breit oder zertheilt.)

13. Burmanniaceae. K3 C3 aktinomorph oder schwach zygomorph, über dem unterständigen Germen abwelkend; K3 grösser, C3 zuweilen fehlend. A3 + 3 im Blumenrohr eingefügt, oder nur 3 antipetale Glieder fruchtbar. Germen unterständig ein- bis unvollkommen dreifächerig; die ∞ Samenknospen zu kleinen, den Orchideen ähnlichen Samen mit netzartiger Testa und wenigzelligem winzigen Embryo auswachsend. — (Kräuter mit schmal-linearen grundständigen Blättern.)

14. Pontederiaceae. K3 C3 zygomorph, in ein gemeinsames Blumenrohr verwachsen, corollinisch. A3 + 3 mit zygomorpher Vergrösserung des vorderen Gliedes, oder 3 antipetale Glieder allein vorhanden; Antheren nach innen aufspringend. Germen oberständig, 1—3 fächerig mit 1—∞ Samenknospen. Frucht eine meist vielsamige Kapsel; Samen mit häutiger Testa und grossem mitten durch das Endosperm vom Hilum zur Chalaza hindurchgehenden Embryo. (Wasserpflanzen mit verbreiterten, oft herz- und pfeilförmigen Blättern an breiten Scheiden eingefügt.)

Das Endosperm wird als »mehlig« angegeben; ich habe es selbst nicht untersucht. In diesem Falle würde die Ordnung vielleicht neben den Rapateaceen mit mehr Recht unter den Bromelioideen stehen, wohin sie auch BRONGNIART (Enum. d. genres d. plantes 1843) gestellt hat. Dagegen spricht ihr *Perianthium aequale* aus 6 in gemeinsame Verwachsung eingegangenen Phyllomen von 2 Cyklen.

15. Gilliesiaceae. K3 C3 oder durch Abortus K3 C2 zygomorph, frei, ungleich, mit einer Coronabildung aus 3, 6 oder 12 Schuppen. A3 + 3 in einen fleischigen Krug verwachsen, alle fruchtbar oder durch Reduction die drei der Achse zugewendeten Glieder ohne Anthere. Germen oberständig, in den Staminaltubus eingesenkt, zu einer vielsamigen Kapsel (vom Bau der Liliaceen-Ordnung) heranwachsend. — Zwiebelgewächse mit schmalen, breitscheidigen Blättern.)

16. Philydraceae. Blüthen zygomorph: K2 C2 von sehr ungleicher Grösse, das hintere Sepalum das vordere deckend, beide corollinisch und gross; die zwei Petalen klein und staminodial, beide nicht scharf in die Kelchlücken fallend, sondern nach vorn verschoben und dort mit dem vorderen Sepalum verwachsen. A1 durch Reduction sämmtlicher übrigen Glieder, nach vorn fallend, antisepal und zwischen den beiden staminodialen Petalen mit diesen zusammen am Grunde des Kelchblatts stehend. Germen oberständig mit vollkommen parietaler Placentation; Samenknospen ∞ anatrop. Samen klein mit geradem, neben dem Hilum liegenden Embryo im (Eiweiss und Stärke-

mehl haltenden?) Endosperm. — (Kräuter mit schmalen, breit scheidenartig umfassenden Blättern.)

17. Liliaceae. K 3 C 3 aktinomorph (nur in Ausnahmen wenig zygomorph), frei oder verwachsen. A 3 + 3 (ausnahmsweise durch Abortus 3) hypogyn oder dem Grunde des Perianths angewachsen. Germen oberständig und frei vom Perianth, dreifächerig mit mehreren, meist ∞ anatropen — amphitropen Samenknospen in zwei Reihen fachweise übereinander. Frucht eine Kapsel *(Tulipeae, Agapantheae, Aloëae, Asphodeleae)* oder Beere *(Asparageae)*; die Testa der Samen blasshäutig *(Tulipeae, Agapantheae, Aloëae)* oder aus schwarzem, hartem und brüchigem Gewebe *(Asphodeleae, Asparageae)*; Embryo gerade oder gekrümmt inmitten des Endosperms, die Radicula neben dem Hilum. — Stauden mit Zwiebeln, Knollen, fleischigen Rhizomen, selten mit baumartig sich erhebenden Stämmen; Blätter schmal, mit breiten Scheiden umfassend, ausnahmsweise am oberen Stengeltheil mit schmalem Blattknoten: z. B. *Lilium.)*

Ich theile in der Abgrenzung der Ordnung ungefähr die von Endlicher in den Gen. pl. und im Enchiridion botanicum pag. 82—84 auseinandergesetzte Anschauung. Es ist richtig, wie auch Endlicher im Ench. botan. pag. 88 bemerkt, dass die Smilacineen mit den Asparageen auf das innigste zusammenhängen; da sie aber denselben oder einen grösseren Zusammenhang in anderen Gattungen mit den Roxburghiaceen zeigen, so ist es im Augenblick noch nicht möglich, die wirklich phylogenetisch selbständigen Sippen vom Ordnungsrange klar zu trennen.

Klasse V: **Dictyoneurae.** Blüthenbau vom allgemeinen Typus wie in Klasse IV, zuweilen di- oder tetramer. K 3 C 3 aktinomorph, gleichartig häufiger als bei den *Coronariae* grünlich und klein, selten in hochentwickelter Ausbildung. Andröceum di- oder seltener monocyklisch, epipetal, epi- oder perigyn. Germen aus G (2), (3) oder (4) unterständig—oberständig, mit 2—∞ anatropen [in der Tribus *Philesieae* orthotropen] Samenknospen in den Fächern. Same und Embryo vom Bau der *Coronariae.* — Blätter breit (oft herzförmig), mit bogig auseinander tretenden Nerven und Anastomosen vom netzadrigen Typus, ausnahmsweise (bei gewissen Convallarieen) nach dem streifigen Nervationstypus, zerstreut, gegenständig oder gequirlt am Stengel stehend, wo sie mit schmaler, scheidenloser Basis oder scharf abgesetzten dünnem Blattstiel eingefügt sind.

18. Smilacineae. Perianth 2-, 3- oder 4-mer, dicyklisch aus K + C, freiblättrig oder in gemeinsame Verwachsung beider eingehend. A 2 + 2 oder 3 + 3 oder 4 + 4 im Perianth eingefügt oder an dessen Basis perigyn. Germen oberständig und nicht mit dem Perianth verwachsen, mehrfächerig mit einer dem Blüthennumerus entsprechenden Fachzahl; Samenknospen anatrop, amphitrop; orthotrope Samenknospen im einfächerigen Germen bei den Philesieen. Frucht eine Beere; Samen auf kurzem Funiculus mit dünnhäutiger Testa und kleinem Embryo in je nach der Krümmung der Samenknospen wechselnder Lage. — (Stauden oder strauchartig kletternde Pflanzen.)

19. Roxburghiaceae. K 2 C 2 (stets dimer) gleichartig, zu einem vierstrahligen Stern verwachsen. A 2 + 2 dem Grunde des Perianths eingefügt und dadurch perigyn. Germen frei oder dem Perianth am Grunde kurz angewachsen, oberständig, mit sitzendem Stigma, einfächerig mit 2—∞ anatropen Samenknospen. Frucht eine zweiklappige Kapsel mit auf langem Funiculus in einem Haarbüschel sitzenden Samen und axilem Embryo. — (Stauden mit hochkletternden, zerstreut und gegenständig beblätterten Stengeln.)

20. Dioscoreaceae. Blüthen diklin, monöcisch oder diöcisch. ♂: K 3 C 3

über dem unterständigen Germen verwachsen und ein glockenförmiges Perianth bildend, grünlich und klein. A3 + 3, oder durch Abort die antipetalen Glieder auf Staminodien reducirt, im Grunde des Perianths stehend; G rudimentär. ♀:K3 C3 wie in den ♂ Blüthen. A fehlend oder durch 3 oder 3 + 3 Staminodien vertreten. G(3) unterständig dreifächerig, in jedem Fach zwei hängende anatrope oder amphitrope Samenknospen. Frucht kapselartig, seltener saftig; über den Bau des Embryos vergl. oben pag. 306. — (Stauden mit Knollen oder oberirdischem Knollenstamm und lang kletternden Stengeln; Blätter zerstreut oder gegenständig mit gedrehtem Stiel).

Klasse VI: **Enantioblastae.** Blüthen aktinomorph oder zygomorph. K3 von der Textur grüner Blätter oder Deckblätter, von der Corolle stets getrennt und meistens unter sich frei; C3 von petaloider Textur, frei oder in ein Rohr verwachsen, vor dem Kelch abwelkend. A3 + O oder 3 + 3 hypogyn oder an der Corollenbasis epipetal; in den zygomorphen Blüthen sind einige fruchtbare Glieder durch Staminodien ersetzt. Germen aus G(3) oberständig mit parietaler oder centraler Placentation und alsdann dreifächerig; Samenknospen an jeder Placente 1—wenige, orthotrop. Kapselfrüchte, oft vom stehenbleibenden Kelch umhüllt; die Samen mit stärkehaltigem Endosperm, an dessen Spitze dem Hilum gegenüber der antitrope Embryo eingeschlossen liegt. Blätter schmal und parallelnervig nach dem streifigen Typus, mit breiten Scheiden den Stengel umfassend.

21. Commelinaceae (s. Fig. 9 auf pag. 246). K3 C3 aktinomorph oder zygomorph hypogyn; K blattartig, C sympetal oder choripetal nach $\frac{1}{3}$ Spirale sich deckend. A3 + 3, in den zygomorphen Blüthen ein ganzer Cyklus oder einzelne Glieder auf Staminodien reducirt. G(3) ein dreifächeriges Germen bildend mit einzelner oder wenigen Samenknospen in den Fächern. Samen flach, mit breiter Basis an den Trophospermien übereinander sitzend; der Embryo liegt unter einer Deckelklappe von einem Ringwall umgeben. — (Ansehnliche Kräuter und Stauden mit saftigen Stengeln).

22. Xyridineae. K3 C3 aktinomorph; K deckblattartig (nach Art der »Spelzenblüthen« in Division B), C sympetal und über dem Rohr zu dreistrahligem Limbus erweitert. Vom Andröceum ist der antisepale Cyklus auf Staminodien reducirt, der alternirende Cyklus fruchtbar mit epipetaler Insertion. G(3) mit parietaler Placentation einfächerig, Stylus zwischen den Staminen herabgebogen. Vielsamige Kapsel; die Samen länglich, eiförmig, der Embryo an der Spitze liegend. — (Stauden von rasigem Wuchs.)

23. Mayacaceae. K3 C3 aktinomorph; K blattartig und frei, C choripetal den Kelch an Grösse weit übertreffend. Andröceum monocyklisch antisepal mit an der Spitze aufspringenden Antheren, hypogyn. G(3) einfächerig antipetal, die vielsamige Kapsel dreiklappig; die eiförmigen Samen mit dem Embryo an der Spitze. — (Sehr zart beblätterte, kleine Kräuter).

Divisio B. Glumiflorae.

Perianthium ohne Corollenentwicklung aktinomorph, entweder trimer dicyklisch (K3 + 3) aus 6 freien Sepalen, oder seltener monocyklisch, oder ganz fehlend; trockenhäutige Deckblätter (»Spelzen, *Glumae*«) von einer dem calycinischen Perianthium gleichen Textur stützen die in dichten und oft stark zusammengedrängten Inflorescenzen angeordneten Blüthen. Geschlechtsvertheilung häufiger mono-

klin, jedoch bei einigen Ordnungen (24, 25) der Regel nach und bei einzelnen Gattungen der übrigen Ordnungen diklin. Androeceum am häufigsten trimer dicyklisch oder monocyklisch, seltener polymer oder oligomer; seine einzelnen Glieder frei in hypogyner Insertion, selten an der Basis verwachsen (Ordnung 24, 25). Gynäceum aus 3 synkarpen, oder 2 synkarpen Ovarien, oder aus einem einzigen freien (bei Ordnung 26 auch aus mehreren freien) Ovarium gebildet; Germen drei- bis einfächerig, oberständig mit 1—∞ Samenknospen, zu Kapselfrüchten oder einsamigen Achänien heranreifend. Samen mit stärkemehlhaltigem Endosperm und orthotropen oder antitropen Embryo.

Klasse VII: **Cyperoideae.** K3 + 3, oder K3, oder K0. Geschlechtsvertheilung diklin (Ordnung 24, 25, Theile von 27) oder monoklin. A3 + 3, oder A3 bis A1. G(3) oder G(2) drei- oder einfächerig, mit je einer einzelnen Samenknospe im Germen oder in dessen Fächern; Samenknospe orthotrop (Ordnung 24, 25, 26), oder anatrop (Ordnung 27) mit der dadurch bedingten Lage des Embryos im Samen. Blätter schmal und parallelnervig.

24. Eriocaulaceae. Blüthen diklin, in kopfförmigen Inflorescenzen. Perianth sehr zarthäutig, trimer mit unpaarem der Achse zugewendeten Sepalum, oder abortiv. In den ♂ Blüthen: A3 + 3 oder 3, A2 + 2 oder 2 mit zweifächerigen Antheren, von einem Tubus umschlossen. In den ♀: G(3) oder (2) gefächert, in jedem Fach eine einzelne hängende orthotrope Samenknospe. Embryo dem Hilum gegenüber an der Spitze des Endosperms liegend. — (Sumpfstauden mit schwammigen, breitscheidigen Blättern).

25. Restiaceae. Blüthen diklin, in ährenförmigen Inflorescenzen. Perianth spelzenartig 3 + 3 oder durch Abortus reducirt, die paarigen Sepalen des äusseren Cyklus der Achse zugewendet. ♂: A3 dem inneren Cyklus des Perianths gegenübergestellt; Antheren meistens einfächerig. ♀: G1 bis (3) mit ein- bis dreifächrigem Germen, in jedem Fach eine einzelne hängende orthotrope Samenknospe. Embryo dem Hilum gegenüber an der Spitze des Endosperms. — (Stauden von binsenartigem Wuchs mit langscheidigen Blättern; Blattscheide offen).

26. Centrolepidineae. Blüthen monoklin oder polygamisch, in verkürzten ähren- oder kopfförmigen Inflorescenzen. Perianth fehlend, durch 1—3 Bracteen ersetzt. A1 durch Abortus der übrigen, (selten 2); Antheren einfächerig. G1 einfächerig, oder G(2)—(3) mehrfächerig, oder G2—∞ apocarp reihenweis neben einander gestellt; in jedem Fach eine einzelne hängende orthotrope Samenknospe. Embryo dem Hilum gegenüber an der Spitze des Endosperms. (Kräuter von rasigem Wuchs mit grundständigen, schmalen Blättern).

27. Cyperaceae. Blüthen bald monoklin, bald diklin, in einfachen oder zusammengesetzten ährenförmigen Inflorescenzen. Perianth fehlend, oft durch hypogyne Börstchen und Schüppchen angedeutet aber nie entwickelt. A3 (zuweilen bis 3 + 3 oder durch Reduction weniger); Antheren zweifächerig. G(2) oder (3), ein einfächeriges Germen mit einer einzelnen, aufrechten, anatropen Samenknospe bildend. Samen in den Achänien frei vom Endocarp; Embryo neben dem Hilum im Innern des Endosperms. — Stauden und Kräuter von Binsenwuchs; Blätter in der Spirale $\frac{1}{3}$ mit langen, geschlossenen Blattscheiden).

Klasse VIII: **Gramina.** Perianth fehlend, nur durch 2 (seltner 3) hypogyne Schüppchen angedeutet aber nie entwickelt; die einzelnen Blüthen von je einem Deckblatt (»*Gluma floralis*«) und einem zarthäutigen, zweinervigen Vorblatt (»*Palea*«) bis zur Fruchtreife umhüllt. A 3, selten 3 + 3 oder durch Abortus weniger als 3. G durch Abortus 1, mit 2 tief getrennten Stigmen; eine einzige aufsteigend-anatrope Samenknospe.

28. Agrostidineae (Gräser). Blüthen in ährenförmigen, zu einer Gesammtähre oder verzweigten Rispe vereinigten Inflorescenzen mit plötzlicher Trennung von Laubblatt- und Hochblattregion. Antheren zweifächerig. Samen in der gereiften Frucht mit seiner Testa dem Endokarp angewachsen (»Caryopsis«); Embryo neben dem Hilum an dem unteren Rande des Endosperms. (Holzige, perennirende oder annuelle, Halme mit Knoten bildende Pflanzen; Blätter in der Spirale $\frac{1}{2}$ mit langen, offenen Scheiden und häutiger Blattzunge).

Klasse IX: **Juncoideae.** K 3 + 3 aus 6 freien, bis zur Fruchtreife unverändert stehen bleibenden Sepalen von bractealer (»spelzenartiger«) Textur. Geschlechtsvertheilung monoklin, in einzelnen Gattungen diklin. A 3 + 3, zuweilen durch Abortus der inneren Glieder A 3, hypogyn. G (3) in der Regel dreifächerig, seltener durch Zurücktreten der Dissepimente von der Achse einfächerig und in diesem Falle mit centraler oder parietaler Placentation; Samenknospen anatrop, wenigstens zu 3 im Germen oder zu vielen je zweireihig an den Placenten. Frucht eine 3—vielsamige Kapsel oder Steinfrucht; Embryo neben dem Hilum im harten Endosperm. Blätter parallelnervig.

29. Juncaceae. G (3) dreifächerig mit je 1 oder ∞ Samenknospen in den Fächern, oder einfächerig mit ∞ Samenknospen an parietalen Placenten, oder einfächerig mit 3 centralen Samenknospen; Stylus lang mit kleinem Stigma oder in 3 lange stigmatose Aeste gespalten. Kapselfrucht mit 3—∞ Samen, in Klappen aufspringend. — (Stauden, seltener Holzpflanzen oder annuelle Kräuter mit schmalen langscheidigen, flachen oder röhrigen Blättern).

30. Flagellariaceae. G (3) dreifächerig mit je 1 Samenknospe in den Fächern; Stylus sehr kurz in drei breite stigmatose Spitzen auslaufend. Steinfrucht mit 3 an centraler Placente in drei Steinkernen sitzenden Samen, selten durch Abortus 2- oder 1-samig. — (Hohe, oft kletternde, in grosse Blüthenrispe auslaufende Stengel; Blätter breiter, zwischen den aus dem Grunde austretenden primären Nerven längsgefaltet, mit langen nach oben offenen Scheiden).

Divisio C. Diclines.

Perianthium kelchartig oder corollinisch gefärbt trimer dicyklisch mit gleicher oder gleichartiger Ausbildung in beiden Cyklen (K 3 + 3), oder monocyklisch (2- oder 3-mer), aktinomorph, oft am Grunde durch fleischige Ausbildung verwachsen und nur in Gestalt schmaler Blattsäume aus den dicken Inflorescenzachsen hervortretend, in sehr vielen Fällen völlig fehlend und alsdann nicht durch Bracteen in seinen Funktionen ersetzt. Geschlechtsvertheilung diklin (polygamisch bei wenigen Gliedern der Ordnung 31; monoklin in einigen Tribus der Ordnung 35); die männlichen und weiblichen Blüthen zugleich auch in der Ausbildung des Perianths meistens verschieden, häufiger monöcisch (in bestimmter Inflorescenzvertheilung zwischen den beiden Geschlechtern) als diöcisch. Andröceum in Zahl und Stellung von 1—∞ in einem oder mehreren Cyklen

schwankend, in den monoklinen Blüthen hypogyn. Gynäceum aus 1—∞ apokarpen oder häufiger synkarpen Ovarien mit oberständigem Germen, nicht selten in die Inflorescenzachse tief eingesenkt und dadurch zu gegenseitiger Verschmelzung neigend; Samenknospen 1—∞ in den Fächern oder an parietalen Placenten, in mannigfaltiger Entwicklung. Samen mit kleinem Embryo und mit stark entwickeltem eiweisshaltigem Endosperm (bei Ausnahmen von Ordnung 37 ist das Endosperm mehlhaltig oder liegt ein makropoder Embryo ohne Endosperm im Samen).

Klasse X: **Palmae.** Inflorescenz eine Rispe mit in Gruben der Haupt- und Nebenachsen eingesenkt sitzenden diklinen (seltener polygamischen) Blüthen, oder eine durch fleischige Ausbildung zum Spadix werdende dicke Aehre. Perianth grün oder corollinisch, bracteenartig zäh oder fleischig-weich, 3 + 3; in den ♂ Blüthen der äussere Cyklus sehr viel kleiner als der innere, der äussere sich deckend, der innere klappig; in den ♀ Blüthen beide Cyklen gleichartiger convolutiv oder klappig. ♂: A 3 + 3, selten mehr, meist um ein Rudiment des Germen gestellt. ♀: Schwache Staminalrudimente; G (3) apokarp oder synkarp, ausnahmsweise (3 + 3), ein der Zahl der Ovarien entsprechend mehrfächeriges Germen bildend; in jedem Ovar an der mit der Blüthenachse verschmolzenen Naht eine einzige grosse, in das Achsengewebe meistens tief eingesenkte Samenknospe. Frucht eine Beere oder Steinfrucht mit 3—1 Samen; Embryo in variabler Lage in mächtigem, hornartigem Endosperm. — Pflanzen mit Holzstammbildung ohne secundäres Dickenwachsthum, selten ganz stammlos bleibend. Blätter mit fiederiger oder strahliger Nervation der Hauptnerven, mit gefalteter Vernation, meistens in den oberen oder unteren Falten zerreissend und dann gefiederte oder fächerförmig zerschlitzte Blätter darstellend.

Diese Klasse, eine sehr natürliche, wird aus dem Grunde als nur eine einzige Ordnung *Phoenicineae* mit Namen, umfassend aufgefasst, weil die morphologischen Charaktere ihrer einzelnen Tribus vielfach ineinander greifen. Verfolgt man jedoch aufmerksam eine phylogenetische Gliederung des ganzen Systems und ist man bestrebt, die Gattungen der durch tiefe Lücken getrennten oder sogar vermuthlich aus getrenntem Ursprung hervorgegangenen Formenkreise in eine sich danach ergebende grössere Zahl von Ordnungen der Klasse unterzuordnen, so darf man drei Ordnungen aus den Palmen bilden. Die erste derselben (die Coryphinen) steht mit den Flagellariaceen in unmittelbarer Verbindung und schliesst sich also den Juncoideen an, mit denen man sie als Klasse unbedenklich verbinden könnte, wenn sie eben die einzigen Palmen wären. Die zweite (die Lepidocaryinen und Borassinen) scheint sich, aber in fernerer und nicht so deutlicher Verwandtschaft, den Gräsern oder aber den Restiaceen anzuschliessen. Die dritte endlich hängt durch *Phytelephas* und andere Berührungen am innigsten mit den Cyclanthaceen zusammen und schliesst sich enger an die Spadicifloren an; es ist dies die von mir Ceroxylinen genannte Gruppe. Es sind also die beiden divergenten Meinungen in den neueren Systemen, wonach die Palmen bald den Juncoideen, bald den Spadicifloren angeschlossen werden sollten, beide berechtigt, je nachdem man diese oder jene Glieder derselben im Auge hat, und daher ist ihre Stellung hier zwischen den beiden genannten anderen Klassen als die natürlichste erachtet.

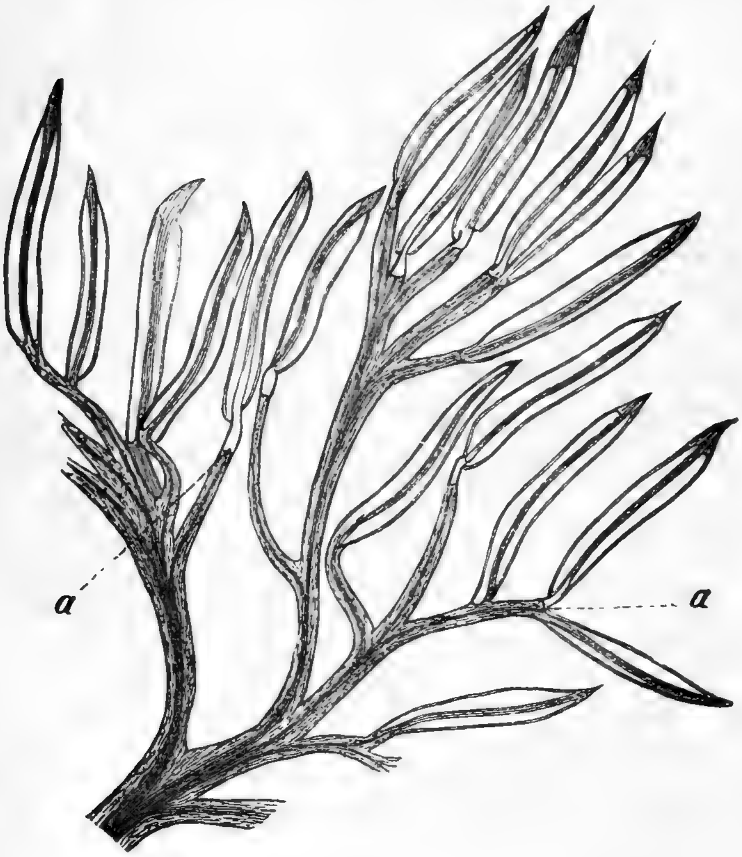
Trotzdem es möglich ist, diese Verwandtschaftsfäden zu verfolgen, gelangt man dennoch zu keinem klaren Ziele, weil fast alle von starker Bedeutung erscheinenden Charaktere nicht ausschliesslich auf die eine oder andere der genannten drei Hauptgruppen sich beschränken, gewisse Charaktere der Special-Inflorescenzen ausgenommen. Dies lässt die vermuthete Verschiedenheit des Ursprungs als von minderem Werth erscheinen und lässt der Möglichkeit Raum, dass es doch nur divergente Ausbildungsweisen eines selbständigen Stammes seien. Aus dem

Grunde halte ich es für geboten, im System die Palmen (ausgenommen die anomalen Gattungen) als einzige Ordnung einer selbständigen Klasse hinzustellen.

31. Phoenicineae. Charakter der Ordnung mit dem der Klasse zusammenfallend.

Klasse XI: **Spadiciflorae.** Blüthen diklin (Ausnahmen unter Ordnung 35), zahlreich in dichter monöcischer oder diöcischer Anordnung einer einfachen oder verzweigten fleischigen Blüthenachse, dem Spadix, eingesenkt oder aufsitzend. Perianth fehlend oder rudimentär, oder aus 4—6 calycinischen Blättern gebildet. ♂: 1—∞ Staminen, frei oder verwachsen, ohne oder mit rudimentärem Rest des Gynäceums. ♀: Oberständiges aus 1—∞ Ovarien bestehendes, 1—mehrfächeriges Germen, die der Nachbarblüthen nicht selten in der Oberfläche des Kolbens gemeinsam verwachsen; Samenknospen 1—∞ basilar, an parietalen oder centralen Placenten, von verschiedenem Bau. 1—∞ samige Steinfrüchte oder Beeren in dichter Anhäufung oder Verwachsung; Embryo in wechselnder Lage, in starkem eiweisshaltigem Endosperm; ausnahmsweise ist das Endosperm stärkehaltig oder vom Embryo fast völlig verdrängt (Ordnung 35, 36). Blätter mit strahliger, fiederiger oder längslaufender Nervation.

32. Cyclanthaceae. Blüthen stets diclin zu monöcischen Inflorescenzen, die ♂ zwischen den ♀ in bestimmter Anordnung, vereinigt, auf einfachem fleischigem Kolben. Perianth fehlend oder rudimentär. A∞; G (2) oder (4) ein einfächeriges Germen mit 2 oder 4 parietalen Placenten und zahlreichen anatropen Samenknospen bildend, unter einander zu einem die Samen einhüllenden fleischigen Gewebe (Syncarpium) verwachsend. — (Kriechende Stauden oder Holzpflanzen mit niederem Stamm; Blätter mit gefalteter Vernation, strahliger oder fiederiger Nervation).



(B. 521.) Fig. 23.
Stück des männlichen Blüthenkolbens von *Pandanus utilis*, nackte Staminen zeigend.

33. Pandanaceae. Blüthen stets diklin, diöcisch, auf einfachem oder reich verästelten Kolben gedrängt oder locker. Perianth fehlend. ♂: nackte, aus 1—∞ Staminen gebildete Blüthen (s. Fig. 23). ♀: Germen einfächerig, frei oder mit dem der Nachbarblüthen verwachsen, je 1—∞ Samenknospen von verschiedenem Bau enthaltend, zu einem holzigen oder beerenartigen Syncarpium auswachsend. — (Holzpflanzen mit getheiltem Stamm; Blätter lang lineal in dichter Spirale).

34. Typhaceae. Blüthen stets diklin, monöcisch auf verschiedenen Theilen derselben kolbenartigen Inflorescenz. Perianth rudimentär, aus fädigen

Schuppen gebildet. ♂: 6—∞ Staminen. ♀: Ovar 1 mit einer hängenden anatropen Samenknospe, oder G (2) zweifächerig zweisamig. Früchte trocken, von einander getrennt, Endosperm stärkemehlhaltig. — (Stauden mit linealen, entfernt stehenden Blättern.)

35. Araceae. Blüthen diklin oder in einigen Tribus monoklin, die diklinen auf einfachem Kolben monöcisch mit Anordnung der ♂ auf dem oberen Theile der Inflorescenz. Perianth fehlend oder rudimentär aus 4—6 Sepalen. ♂: A 1—∞, in den monöcischen Gattungen oft zu einem »Synandrium« verwachsen, in den monoklinen frei und hypogyn. ♀: G 1—∞ zu 1— mehrfächerigem Germen verwachsen, mit 1—∞ Samenknospen in den Fächern von verschiedenem Bau. Beerenartige, 1—∞ samige Früchte, frei oder verwachsen; Embryo klein, oder gross bis makropod, meistens in starkem eiweisshaltigem, seltener in stärkehaltigem Endosperm. — (Stauden, oft gross und lang kletternd und zur Stammbildung neigend; Blätter entfernt, strahlignervig oder fiederig). Siehe Fig. 24.

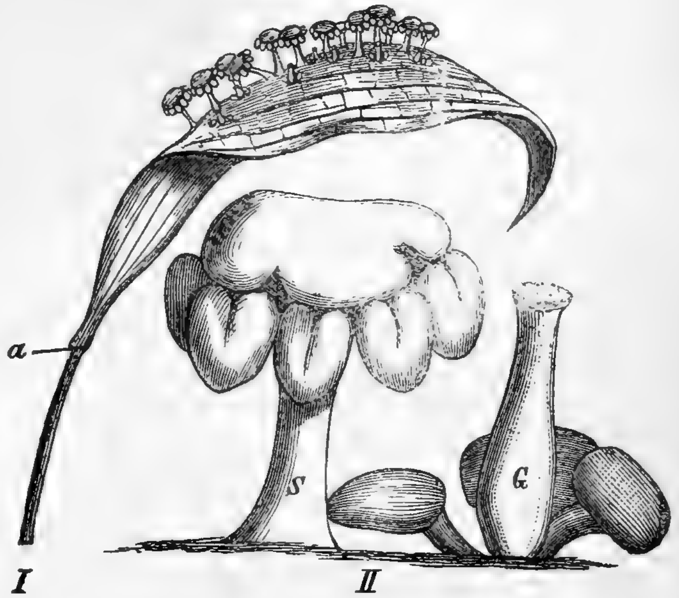


Fig. 24. (B. 522.)
I Blüthenstand (Spadix, dem Hochblatte angewachsen) gemischter Blüthen beiderlei Geschlechts von *Spathicarpa platyspatha;* II dieselben vergrössert, S das Synandrium der ♂, G das Gynäceum der ♀ Blüthen.

36. Lemnaceae. Blüthen diklin, auf derselben sehr reducirten Inflorescenz monöcisch, aus nur 2 ♂ + 1 ♀, oder aus 1 ♂ + 1 ♀ Blüthe bestehend. Perianth fehlend. ♂: A 1—2, ♀: G 1 mit 1—7 verschieden gebauten Samenknospen im Grunde des Germen. Endosperm im Samen eiweisshaltig oder fehlend. — (Schwimmende Wasserpflanzen mit sprossendem Laub).

Zweite Reihe: Macroblastae.

Gemäss den auf pag. 327 gemachten Auseinandersetzungen folgt hier nun, nach der langen Reihe der mikroblasten Ordnungen in 11 verschiedenen Klassen, die nur eine einzige Klasse umfassende Reihe der mit makroblastem Embryo versehenen Ordnungen. Die Anordnung ist so getroffen, dass sich dieselben an die Araceen und Lemnaceen anschliessen, weil bei diesen ausnahmsweise ein analoger Bau des Samens auftritt; auch aus anderen (Inflorescenz- etc.) Gründen hat man nicht mit Unrecht an einer Verwandtschaft zwischen Araceen, Lemnaceen und den Najadeen mit abgekürzten Blüthenkolben und Blüthen, welche den monoklinen Araceen im Typus nicht zu unähnlich sind, festgehalten. — Im Blüthenbau herrscht bei den 4 monokotylen Ordnungen der Helobiae grosse Mannigfaltigkeit, so dass der Klassencharakter längst nicht so einheitlich auftritt als in den vorhergegangenen 11 Klassen. Vielleicht hängt dies mit der oft constatirten Abänderungsfähigkeit von Wasserpflanzen zusammen. Der Embryo, der bei den nur mit Zweifel hier an die Alismaceen angeschlossenen Triurideen auch nicht einmal zu der normalen Entwicklung gelangte, bildet den einzigen festen Charakter.

Er ist gross, den Samen ausfüllend, gerade oder mit seinem in lange Spitze ausgezogenen Kotyledon ein wenig oder bis zur hufeisenförmigen Rundung gekrümmt, trägt an der Basis des Kotyledons über dem dickeren hypokotylen Gliede einen deutlichen Schlitz zur Weiterentwicklung der Stammknospe, und zeigt schon vielfältig in Samen die aus der Coleorrhize austretende Hauptwurzel. Nur ausnahmsweise bleibt ein Rest des Endosperms um den Embryo erhalten, und alsdann sind die Anschlüsse an Ordnungen wie Typhaceen, Araceen und Lemnaceen dadurch um so evidenter.

Divisio D. Macroblastae.

Perianth in verschiedener Ausbildung vorhanden oder fehlend, im letzteren Falle nicht durch Bracteen unter den Einzelblüthen ersetzt. Geschlechtsvertheilung monoklin oder durch Abortus der einen Organklasse diklin, die diklinen Blüthen in Inflorescenz und Perianth gleichartig. Andröceum und Gynäceum wie bei den *Diclines* variabel, aber die Einzelfrüchte getrennt bleibend. Samen mit grossem, stark entwickeltem Embryo.

Klasse XII: **Helobiae.** Perianth aktinomorph aus stark geschiedenem grünem Kelch und zarter, bunt gefärbter und frühzeitig abfälliger Corolle K 3 C 3, oder aus gleichmässigen grünlich gefärbten zweireihig sich deckenden Blättern, oder aus Staminalanhängseln entwickelt, oder endlich völlig fehlend. A 3 + 3, oder durch Vermehrung und Spaltung der Cyklen A ∞, oder durch Reduktion bis auf 1 Glied verringert. G 1—∞ apokarp oder synkarp; wenn nur ein Ovar vorhanden ist, kann dasselbe auch nur eine Samenknospe enthalten, sonst besteht die Frucht in der Regel aus mehreren, 1—∞ samigen Carpellen. Lage des Embryos im Samen variabel. Fiedernervige oder längsstreifige Nervation mit Anastomosen nach dem streifigen Typus in den Blättern.

Die Klasse zerfällt in zwei scharf geschiedene Abtheilungen nach dem Verhalten des Germen in Bezug auf Ober- oder Unterständigkeit:

a) *Helobiae hypogynae.* G 1—∞ apokarp oder synkarp, oberständig; Perianth fehlend oder mit dem Andröceum hypogyn: Ordnung 37, 38, 39.

b) *Helobiae epigynae.* G 3—6 synkarp, ein einfächeriges unterständiges Germen bildend; Perianth in den weibl. oder monoklinen Blüthen mit dem Andröceum epigyn, in den männl. Blüthen auf der Spitze des Blüthenstiels: Ordnung 40.

a) *Helobiae hypogynae.*

37. Najadineae. Blüthen diklin mit fehlendem oder rudimentärem Perianth (die meisten Posidonieen, Zannichellieen, Zostereen, Najadeen incl. Cymodocea), oder monoklin mit einem aus Staminalanhängeln *(Potameae)* oder aus zwei alternirenden 2- oder 3-meren Cyklen gebildeten Perianth (die meisten Juncagineen und Aponogeton). A 1—6. G 1—6 völlig getrennt oder an der Bauchseite kurz verwachsen mit je 2—∞ anatropen, campylotropen, orthotropen Samenknospen. Samen ohne Endosperm mit langem, am Kotyledon meistens gekrümmten oder zurückgebogenen Embryo. — (Grösstentheils schwimmende, seltener aufrecht wachsende Wasserpflanzen).

Ich stimme in der Vereinigung aller der genannten Tribus zu dieser einheitlichen Ordnung mit BENTHAM und HOOKER, Gen. pl. III. 1010 überein; andere Autoren, z. B. auch EICHLER in seiner 4. Auflage des Syllabus, pag. 36 und 39, trennen die eigentlichen Najadeen von den mit Perianth versehenen Juncagineen, setzen die ersteren unter die Spadicifloren und die letzteren unter die Helobien. Dass dafür verwandtschaftliche Gründe vorliegen, habe ich selbst ausein-

andergesetzt. Die Unterordnung der Juncagineen schliesst die Verwandtschaft eng an die Alismaceen, und könnte vielleicht auch mit diesen vereinigt werden.

38. Alismaceae. Blüthen monoklin, seltener durch Abortus diklin, mit dicyklisch-trimerem Perianth, der äussere Kreis grün, der innere corollinisch: K 3 C 3; (ausnahmsweise neigen beide Cyklen zu gleichmässiger Textur hin: z. B. Butomus). A 3 + 3, 9 oder ∞, frei. G 3 + 3 oder ∞ in spiraliger Anordnung, apokarp oder an der Bauchseite an einander geheftet, jedes Ovar in besonderen Stylus auslaufend; Samenknospen 1, 2 oder ∞, anatrop, hemitrop, amphitrop. Samen ohne Endosperm; Embryo mit zugespitztem Kotyledon, hufeisenförmig zusammengebogen. — (Aufrechte, seltener schwimmende Wasserpflanzen).

? 39. Triuridineae. Blüthen diklin mit zarthäutigem, 3—8spaltigem Perianth. ♂: A 2—6 auf fleischigem Discus oder an der Perianthbasis stehend. ♀: G ∞ apocarp mit seitlich, an der Bauchseite oder am Grunde hervortretendem Stylus; je eine anatrope Samenknospe im Grunde der Ovarien. Samen mit dicker Testa, einen homogenen Nucleus einschliessend; Embryo? (Zarte kriechende Stauden mit hyalinen nervenlosen Blättern).

b) *Helobiae epigynae.*

40. Hydrocharidineae. Blüthen diklin oder seltener monoklin, mit Perianth K 3 C 3 (oder seltener mit unterdrückter Corollenbildung: *Vallisneria, Thalassia, Halophila)*; Kelch grün, Corolle zart und bunt. ♂: A 3—12 oder ∞. ♀: G (3)—(6) mit einem einfächerigen, in der eingesenkten Blüthenachse entstehenden unterständigem Germen, in welchem die Samenknospen zahlreich an 3—6 parietalen Placenten sitzen; Stylus in eine der Placenten entsprechende Zahl von Stigmen sich theilend. Samen ohne Endosperm mit dickem Embryo, aus dessen Seitenspalte die Plumula vorragt. — (Schwimmende Wasserpflanzen).

§ 3. Die Klassen und Ordnungen der Dikotylen.

1. Uebersicht der Eintheilung.

***Series Dichlamydeae.** (A—C: gamopetalae, D—K: choripetalae.) Perianthium dicyclicum; exterius: calyx, interius: corolla gamopetala vel choripetala. Erhebliche Ausnahmen in den Divisionen E (Calyciflorae apetalae), G (Disciflorae diclini-apetalae), H (Cyclospermae), bei denen die Staminen entweder in dem gamosepalen Kelche, oder auf einem Discus wie bei den verwandten corollentragenden Ordnungen inserirt sind.

Divisio A. Gamopetalae epigynae.

Cl. I. Compositae. [1. Lactucaceae, 2. Asteraceae, 3. Ambrosiaceae; 4. Calyceraceae.]

Cl. II. Aggregatae. [5. Dipsaceae; 6. Valerianaceae.]

Cl. III. Caprifolia. [7. Loniceraceae; Rubiaceae.]

Cl. IV. Lobelioideae. [9. Campanulaceae; 10. Lobeliaceae; 11. Stylidiaceae; 12. Goodeniaceae; 13. Brunoniaceae.)

Divisio B. Gamopetalae corolliflorae.

Cl. V. Personatae. [14. Columelliaceae; 15. Gesneraceae; 16. Bignoniaceae; 17. Utriculariaceae; 18. Orobanchaceae; 19. Scrophulariaceae; 20. Sesamaceae; 21. Acanthaceae.

Cl. VI. Labiatae. [22. Selagineae; 23. Myoporaceae; 24. Verbenacae; 25. Salviaceae.]

Cl. VII. Rotatae. [26. Boragineae; 27. Hydrophyllaceae; 28. Polemoniaceae; 29. Convolvulaceae; 30. Nolanaceae; 31. Solanaceae.]

Cl. VIII. Contortae. [32. Gentianaceae; 33. Asclepiadineae; 34. Apocynaceae; 35. Loganiaceae.]

Cl. IX. Diandrae. [36. Jasminaceae; 37. Oleaceae.] Anhang: 38. Plantagineae.

Divisio C. Gamopetalae antistemones.

Cl. X. Primuloideae. [39. Plumbagineae; 40. Primulaceae; 41. Myrsinaceae.]

Cl. XI. Styracoideae. [42. Sapotaceae; 43. Diospyraceae; 44. Styracineae.]

Cl. XII. Bicornes. [45. Epacridineae; 46. Diapensiaceae; 47. Ericaceae; 48. Pyrolaceae; 49. Lennoaceae.]

Divisio D. Calyciflorae choripetalae.

Cl. XIII. Umbellatae. [50. Cornaceae; 51. Araliaceae; 52. Apiaceae.]

Cl. XIV. Corniculatae. [53. Hamamelideae; 54. Bruniaceae; 55. Ribesiaceae; 56. Saxifragaceae; 57. Brexiaceae; 58. Cephalotaceae; 50. Crassulaceae; 60. Platanaceae.]

Cl. XV. Senticosae. [61. Rosaceae; 62. Amygdalaceae; 63. Chrysobalanaceae.]

Cl. XVI. Leguminosae. [64. Mimosaceae; 65. Caesalpiniaceae; 66. Phaseolaceae.]

Cl. XVII. Onagrariae. [67. Lythraceae; 68. Oliniaceae; 69. Myrtaceae; 70. Melastomaceae; 71. Jussieuaceae; 72. Trapaceae; 73. Rhizophoraceae; 74. Combretaceae.]

Cl. XVIII. Opuntiae. [75. Mesembryaceae; 76. Cactaceae.]

Cl. XIX. Peponiferae. [77. Passifloraceae; 78. Papayaceae; 79. Turneraceae; 80. Loasaceae; 81. Cucurbitaceae; 82. Samydaceae.]

Divisio E. Calyciflorae apetalae.

Cl. XX. Hygrobiae. [83. Haloragidineae; 84. Datiscaceae; 85. Begoniaceae.]

Cl. XXI. Daphnoideae. [86. Thymelaeaceae; 87. Elaeagnaceae; 88. Penaeaceae; 89. Proteaceae.]

Divisio F. Disciflorae choripetalae.

Cl. XXII. Frangulae. [90. Olacineae; 91. Ilicineae; 92. Chailletiaceae; 93. Salvadoraceae; 94. Celastraceae; 95. Rhamnaceae; 96. Vitideae.]

Cl. XXIII. Aesculi. [97. Sapindaceae; 98. Malpighiaceae; 99. Erythroxylaceae.]

Cl. XXIV. Terebinthinae. [100. Meliaceae; 101. Citraceae; 102. Zygophyllaceae; 103. Rutaceae; 104. Connaraceae; 105. Burseraceae; 106. Simarubaceae; 107. Anacardiaceae; 108. Zanthoxylaceae.]

Divisio G. Disciflorae diclini-apetalae.

Cl. XXV. Tricoccae. [109. Stackhousiaceae; 110. Euphorbiaceae; 111. Empetraceae; 112. Callitrichaceae.]

Divisio H. Cyclospermae.

Cl. XXVI. Caryophylli. 113. Aïzoaceae; 114. Nyctagineae; 115. Phytolaccaceae; 116. Thelygonaceae; 117. Dianthaceae; 118. Paronychiaceae; 119. Salsolaceae; 120. Amarantaceae.

Divisio J. Chlamydoblastae.

Cl. XXVII. Hydropeltides. [121. Nymphaeaceae; 122. Cabombaceae; 123. Nelumbiaceae.]

Appendix: Cl. XXVIII. Hysterophyta. [a) Serpentariae: 124. Aristolochiaceae; b) Rhizantheae: 125. Rafflesiaceae; 126. Loranthaceae; 127. Santalaceae; 128. Balanophoraceae.]

Divisio K. Thalamiflorae choripetalae.

Cl. XXIX. Polygaloideae. [129. Polygalaceae; 130. Vochysiaceae; 131. Trigoniaceae; 132. Tremandraceae; 133. Pittosporaceae.]

Cl. XXX. Gruinales. [134. Linaceae; 135. Oxalidineae; 136. Geraniaceae; 137. Tropaeolaceae; 138. Balsaminaceae; 139. Limnanthaceae.]

Cl. XXXI. Columniferae. [140. Tiliaceae; 141. Sterculiaceae; 142. Malvaceae.]

Cl. XXXII. Guttiferae. [143. Camelliaceae; 144. Marcgraviaceae; 145. Dilleniaceae; 146. Clusiaceae; 147. Hypericaceae; 148. Elatinaceae; 149. Dipterocarpaceae; 150. Chlaenaceae.]

Cl. XXXIII. Cistoideae. [151. Ochnaceae; 152. Bixaceae; 153. Resedaceae; 154. Violaceae; 155. Cistaceae; 156. Tamariscineae; 157. Droseraceae; 158. Sarraceniaceae;? 159. Nepenthaceae.]

Cl. XXXIV. Cruciferae. [160. Brassicaceae; 161. Capparidineae; 162. Fumariaceae; 163. Papaveraceae.]

Cl. XXXV. Polycarpicae. [164. Berberidineae; 165. Lardizabalaceae; 166. Menispermaceae; 167. Ranunculaceae; 168. Magnoliaceae; 169. Anonaceae; 170. Schizandraceae.]

**** Series Monochlamydeae.** Perianthium dicyclicum vel monocyclicum calycinum, vel organa sexualia florum plerumque diclinium sine perianthio bracteis suffulta.

Divisio L. Apetalae isomerae.

Cl. XXXVI. Trisepalae. [171. Myristicaceae; 172. Lauraceae; 173. Monimiaceae; 174. Calycanthaceae.]

Cl. XXXVII. Ochreatae. [175. Polygonaceae.]

Cl. XXXVIII. Urticoideae. [176. Urticaceae; 177. Cannabineae; 178. Ulmaceae; 179. Moraceae.]

Cl. XXXIX. Piperoideae. [180. Saururaceae; 181. Piperaceae; 182. Chloranthaceae.] Anhang. 183. Ceratophyllaceae; 184. Podostemaceae; 185. Batidineae; 186. Leitneriaceae; 187. Lacistemaceae.

Divisio M. Dimorphantae diclines.

Cl. XL. Juliflorae. [188. Salicineae; 189. Juglandineae; 190. Myricaceae; 191. Casuarinaceae.]

Cl. XLI. Cupuliferae. [192. Betulaceae; 193. Corylaceae; 194. Fagaceae; 195. Balanopideae.]

---

2. Erklärung der Anordnung nach Verwandtschaftsreihen. — Wie bei den Monokotylen ist in der hier getroffenen Anordnung versucht, die nach phylogenetischer Morphologie (s. pag. 240—251) als höchste erscheinenden Ordnungen an die Spitze zu stellen und von diesen aus abwärts das System zu gliedern. Dabei stellen sich aber in den vielen Klassen und Ordnungen der Dikotylen ganz andere Schwierigkeiten heraus, als bei den viel leichter in verwandtschaftliche Uebersicht zu bringenden weniger zahlreichen Monokotylen, weil alle Hauptgruppen mit mehreren anderen unzweifelhaft zusammenhängen, entweder durch wirkliche Stammesverwandtschaft, oder durch analog aber in selbständiger Weise fortgeschrittene Entwicklungsweise. Da es unmöglich ist, diese sich kreuzenden Verwandtschaftslinien in einer fortlaufenden Aufzählung zum Ausdruck zu bringen, so müssen hier neben den zur Grundlage der Eintheilung überhaupt gewählten Principien besonders auch die mehrseitigen Anschlüsse der Gruppen unter einander erörtert werden. —

Die Hauptabtheilungen. Der Entwicklungsgrad des Embryos, welcher bei den Monokotylen als erstes Kriterium neben der Ausbildungsweise des Perianths betrachtet werden musste, fällt in dieser hervorragenden Eigenschaft bei den Dikotylen fort; er ist beispielsweisc makroblast ohne Endosperm bei Compositen, Leguminosen, Cruciferen und Cupuliferen, klein in reichem Endosperm bei Rubiaceen, Umbelliferen, Ranunculaceen, Piperaceen, und wechselt in diesen Eigenschaften nicht selten bei den Ordnungen derselben Klasse. Der einzige Charakter, welcher mit Natürlichkeit und ohne zu grosse praktische Durchführungsschwierigkeiten die hauptsächlichen dikotylen Gruppen anordnen lässt, ist wiederum die Ausbildungsweise des Perianths zusammen mit den Insertionsverhältnissen. So sind die ganzen Divisionen in zwei grosse Serien gebracht, von denen die erstere *(Dichlamydeae)* im Charakter Kelch und Corolle als getrennte, mono—polycyklische oder spiroidische Blüthenorgane mit verschiedener Verwachsung und Insertion fordert, die zweite dagegen entweder ein »Perigon« von kelchartigem Charakter allein besitzt *(Monochlamydeae)* oder gar nur nackte Blüthen in den Achseln von Bracteen enthält *(Achlamydeae*, den vorigen zugerechnet.

Seit alter Zeit ist der Besitz oder Mangel einer Corolle als Charakter höchster Wichtigkeit für die Dikotylen anerkannt und im System durchgreifend verwendet; allerdings legte man gleichzeitig dasselbe Gewicht auf die (entweder gamopetale oder choripetale, verwachsenblättrige oder getrenntblättrige) Beschaffenheit der Corolle selbst, wenn sie vorhanden war, und bildete meist drei ganz als gleichwerthig behandelte Haufen aus den Ordnungen: *Gamopetalae* (oder *Monopetalae, Sympetalae), Choripetalae* (oder *Eleutheropetalae, Dialypetalae, Polypetalae)* und *Apetalae*. Nun kam das praktische Bedürfniss, die grössten Gruppen sowohl verwandtschaftlich als auch zugleich sicher diagnostisch zu gestalten, zur Prüfung dieser drei grossen Haufen, fand, dass die *Gamopetalae* sich fast in allen Fällen sicher und leicht als solche erkennen lassen, während die *Apetalae* sich mit den *Choripetalae* in vielen Gruppen verwischen; und es bewirkte daher dies praktische Bedürfniss zusammen mit den fortgeschrittenen Kenntnissen, dass

in neuerer Zeit fast überall der Haufen *Apetalae* eingezogen und unter den vorhergehenden vertheilt wurde. Dennoch scheint es richtiger, da doch in erster Linie die natürlichen Principien der Verwandtschaft im System zum Ausdruck gelangen sollen und erst in viel geringerem Maasse die Zweckmässigkeitsrücksichten »zum Bestimmen« in Frage kommen, die erste Eintheilung nach dem »typischen« Besitz oder Mangel der Corolle vorzunehmen; denn die gamopetalen Ordnungen hängen mit den choripetalen durch viel zahlreicher gekreuzte Verwandtschaftsfäden zusammen, als beide mit denjenigen apetalen Gruppen, in denen gar keine Glieder den Besitz der Corolle aufweisen und denen aus verwandtschaftlichen Rücksichten der Besitz einer Corolle überhaupt abzusprechen ist, während man die letztere bei anderen Ordnungen als in späterer neuer Weiterbildung abortirt betrachten muss.

Es müssen demnach, um die genannte Eintheilung natürlich und nützlich zu gestalten, zu den Mono- und Achlamydeen nur diejenigen Ordnungen gestellt werden, welche niemals von Kelchen eingeschlossene oder getragene Corollen besitzen; dagegen kommen in fast allen Gruppen der Gamo- und Choripetalen Gattungen, ja selbst ganze Ordnungen vor, welche bei aller innigen Verwandtschaft mit corollentragenden anderen Gattungen oder Ordnungen doch hinsichtlich ihres eigenen Perianthcharakters mit den Mono-, resp. Achlamydeen übereinstimmen. Die erste Reihe der Dichlamydeen soll daher die Verwandtschaftskreise zusammenfassen, welche entweder in ihren Ordnungen durchweg dichlamydeisch, ohne Ausnahme, sind, oder welche wenigstens in irgend welchen ihrer deutlich verwandtschaftlich zusammengefügten Gruppengenossen Dichlamydie als Typus zeigen; dagegen kommt in der zweiten Reihe, in den Mono- und Achlamydeen ein Auftreten von Kelch und Corolle neben einander nicht vor, wohl aber kann auch bei ihnen der Kelch (das Perigon) besonders nach den Formeln K 2 + 2 oder K 3 + 3 dicyklisch entwickelt sein, ohne in seinem inneren Cyklus die früher besprochenen Eigenschaften der Corolle auszubilden.

Sehr selten sind die Ausnahmen vom Besitz der Corolle bei den Gamopetalen; die mitteleuropäische Esche liefert eines der bekanntesten Beispiele. Es ist ja auch im Allgemeinen einleuchtend, dass die zu geschlossener Röhre sich entwickelnden Blumenblätter eine Blüthenorganisation veranlassen, in welcher sie viel weniger leicht entbehrt werden können. — Sehr häufig sind die Ausnahmen bei den Choripetalen, und hier sind einige Divisionen, die *Tricoccae*-Klasse mit den Euphorbiaceen *(Disciflorae diclini-apetalae)* und die Caryophyllen mit den Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctagineen (*Cyclospermae*), geradezu in der Mehrzahl oder Hälfte ihrer Zugehörigen ohne Corolle; die Gründe, welche hier jedoch die apetalen Glieder mit den dichlamydeischen verbinden, sind anderweit so fester Natur, dass an ihrer Zusammengehörigkeit kaum Zweifel besteht; sie drückt sich in diesen Fällen in den Insertionen des Andröceums, im Bau des Kelches, im Bau des Gynäceums mit Samenknospe und Embryo deutlich genug aus und wird für die genannten Divisionen noch eingehender betrachtet werden. In vielen Fällen kann man sich auch leicht vorstellen, wie bei entomophilen Blumen durch Hineinlegen der anlockenden Organe in die Gesammtinflorescenz anstatt in die Einzelblüthe sogar der Kelch als überflüssig verschwinden konnte *(Euphorbia!)*, und ebenso aus anderen Gründen bei anemophil aus biologischen Gründen gewordenen Ordnungen. Man muss eben bedenken, dass der Mangel der Corolle sowohl von Alters her ererbt sein kann durch Abstammung von Stammgruppen, welche stets apetal geblüht und sich also vom ursprünglichen Typus der Dikotylen weniger weit in dieser einen Hinsicht entfernt haben, als auch in neuer und eigenartiger Fortentwicklung aus kronentragenden Blumen erst in jüngerer Zeit wieder erworben. Während die erste Form der Apetalie die »typische« ist und während ihre Ordnungen zu den Mono- und Achlamydeen des Systems gehören sollen, ist die zweite Form eine abgeleitete und kennzeichnet sich erstens durch ausgesprochene Verwandtschaft innigster Art mit kronentragenden Gruppen, und zweitens häufig

noch durch neu erworbene, die Corolle physiologisch im Blüthenhaushalt ersetzende Merkmale, wie nectarabsondernde Drüsen, Bracteen von corollinischer Textur u. dergl.

So erklären sich die vielen vereinzelten Ausnahmen von Gattungen oder Tribus in sonst grosse Kronen tragenden Ordnungen, wie z. B. die Sanguisorbeen unter den Dryadinen, die Chrysosplenien unter den Saxifraginen, *Cephalotus* aus demselben Verwandtschaftskreise, manche Terebinthaceen etc. Diese einzelnen Fälle machen selbstverständlich das ganze Dikotylensystem unsicher, aber die Unsicherheit schwindet nicht, wenn man im Princip die typisch mono- und achlamydeische Reihe von Ordnungen aufhebt und sie zwischen die choripetalen Klassen vertheilt. Es scheint sogar, dass die allgemeine Unsicherheit dadurch noch zunimmt, die vereinzelten Schwierigkeiten aber für die Ordnungen selbst unverändert bleiben. Es scheint der natürlichen Methode geradezu zu widersprechen, wenn man die typischen Apetalen als gesonderte, tiefste Abtheilung der Dikotylen aufhebt, da sie allein mit den Gymnospermen noch in klar erkennbarer Blüthenorganisation zusammenhängen. Allerdings ist es eine ebenso schwierige als wichtige Aufgabe der höheren Systematik, die typischen Apetalen von den secundär entstandenen zu unterscheiden; erleichtert wird die Aufgabe vielfältig dadurch, dass die typischen Apetalen nicht nur sehr häufig diklin sind, sondern dass auch wiederum nicht selten die beiden Geschlechter in der Totalanlage von Blüthenstand und Blüthenhülle unter einander verschieden organisirt sind, ähnlich wie bei der Division *Diclines* unter den Monokotylen.

Dieses letztere Verhältniss ist von Caruel in seiner neuen systematischen Anordnung[1]) der Dikotylen beleuchtet und mit Recht in eine hervorragende Stelle gebracht; doch zeigt sich sogleich auch hier wieder, dass jeder Begriff von wechselndem Werthe auftritt je nach der mit ihm verbundenen Vorstellung. Denn die von Caruel als typisch »dimorph« (d. h. mit durchgreifender Verschiedenheit in beiden Geschlechtern ausgerüstet) bezeichneten Ordnungen *Dimorphantae* werden von anderen Autoren zum grossen Theile als abgeleitete Formen gleichmässig gebauter monokliner Blüthen betrachtet, wie z. B. auch nach der in dieser Abhandlung zu Grunde gelegten Systemanordnung, die Euphorbiaceen. Als unzweifelhaft dimorph erscheinen wohl nur solche Blüthen, welche von Anfang an durch ihr Hervorbrechen an ganz bestimmten Stellen aus besonderen Knospen, welche jedesmal nur ein Geschlecht normaler Weise bergen können, in einer für jedes Geschlecht eigenartigen Weise sich entwickeln müssen. Es scheint überhaupt für die Betrachtung der Geschlechtsvertheilung von grösserem Interesse, ob ein- und derselbe Blüthenstand beiderlei Geschlechter birgt oder nur je ein einziges, als ob die ganze Pflanze diöcisch oder monöcisch ist; es ist nur durch Anwendung des Linné'ischen Sexualsystems die Aufmerksamkeit auf die letztgenannte Vertheilungsweise gelenkt und zunächst allein genügend formell durchgearbeitet. — Als derartig dimorphe Pflanzen mit nach Geschlechtern getrennt angelegten Blüthen kann man in erster Linie unsere Eichen und Wallnussbäume zu Rathe ziehen und die sich an sie anschliessenden Pflanzenklassen;[2]) so erscheinen bei *Juglans* die männlichen Kätzchen an vorjährigen Zweigen in deren oberen zur Blüthezeit entlaubten Blattachseln, während die weiblichen Blüthen in einer lockeren und endständigen Aehre am Gipfeltrieb des Jahres, an dem sie zur Frucht heranreifen sollen, auftreten. Wenn auch Unterschiede dieser Art nicht durch die Ordnungen scharf durchgehen, sondern gelegentlich selbst in derselben Art durch Einzelausnahmen getrübt werden, so stellen sie doch die tiefstliegenden Trennungen der beiden Geschlechter dar, da hier allein eine bestimmte morphologische Vorherbestimmung für die Geschlechter herrscht. Darum

---

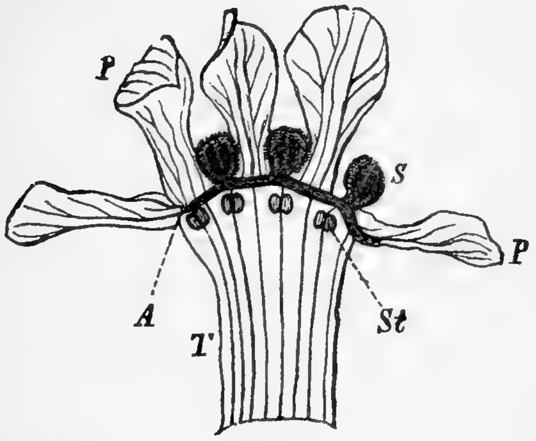
[1]) Pensées sur la taxinomie botanique, in Engler's botan. Jahrbüchern, Bd. IV und V.

[2]) Vergleiche Eichler, Blüthendiagramme. Bd. II., Cupuliferae u. Juglandeen, pag. 20 bis 40, besonders Fig. 12.

muss man wohl auf sie das grösste Gewicht legen und die verschiedenen Ausbildungsweisen männlicher und weiblicher Blüthen selbst, welche die verschiedenen Funktionen der Staub- und Fruchtblätter immer mit sich bringen, für geringer an Bedeutung und nicht den uralten diklinen Typus anzeigend betrachten. Dagegen sind die oben bezeichneten dimorph-diklinen Blüthen zugleich immer ohne Blumenkrone und gelten daher auch hier als der Grundstock der »typischen Apetalen,« welcher von den höheren, jüngeren, blumenkrontragenden Ordnungsgruppen getrennt zu halten ist. An diesen Grundstock werden sich dann naturgemäss andere apetale Ordnungen anzuschliessen haben, welche mit den dimorph-diklinen in höherem Grade verwandt als mit blumenkrontragenden erscheinen; dagegen müssen unter die letzteren solche Ordnungsgruppen eingereiht werden, welche offenbar (durch einzelne corollentragende Formen bewiesen) von ihnen abgeleiteten Ursprung haben oder mit diesen Verwandtschaftsgruppen im innigen Zusammenhange stehen. So schwer es oft im einzelnen sein mag, dies zu beweisen, so muss es doch als Eintheilungsprincip für die Dikotylen geltend bleiben, und es sind daher — da auch diese Sorte von apetalen Ordnungen grösstentheils eigene Entwicklungskreise ausfüllt — zwischen die wirklich dichlamydeischen Divisionen A, B, C, D, F, J und K einzelne ganz oder zum Theil monochlamydeische eingereiht, nämlich zunächst die Division E *(Calyciflorae apetalae)*, und dann die Divisionen G und H *(Disciflorae diclini-apetalae* und *Cyclospermae)*, von denen die grössere oder kleinere Hälfte der zugerechneten Formen monochlamydeisch, die andere im innigsten Zusammenhange mit ihr stehende Hälfte aber wiederum richtig dichlamydeisch ist. Soll man für diese Divisionen ein hervorstechendes Merkmal angeben, so ist es eben dieses, dass sich in ihnen Formen durch innige Verwandtschaftsbande zusammengehalten vorfinden, deren morphologischer Charakter sich aus verschiedenen sonst für die Eintheilung der Dikotylen in erster Linie maassgebenden Stücken mischt; dazu haben sie dann irgend welche andere Gemeinsamkeit zum Ausdruck gebracht, gewöhnlich einen bestimmten Samenbau oder dergl., was in den anderen Hauptgruppen der Dikotylen nicht Charakter ersten Grades zu sein pflegt.

Die Frage nach dem phylogenetischen Range des »Perigons« in den monochlamydeischen Blüthen erscheint nicht allein vom morphologischen, sondern ebenso vom systematischen Standpunkte aus höchst interessant, leider aber, da die Entwicklungsgeschichte so wenig Aufschlüsse darüber geben zu können scheint und wir mehr auf vergleichende Abschätzung angewiesen sind, einstweilen noch recht schwer zu beantworten. Unzweifelhaft ist das Perigon in der Mehrzahl der Fälle vom einfachen Kelchcharakter der dichlamydeischen Blüthen. Dass aber hinwiederum nicht jedes einfache Perianth ein Hochblatt-Kelch zu sein braucht, habe ich oben an einer, allerdings im Typus zu den Dichlamydeen gehörenden Ordnung, den Ranunculaceen (s. pag. 247—249) zu zeigen mich bemüht. Einige andere hierher gehörige Fragen mögen kurz berührt werden: Es ist oben (Fig. 21 II auf pag. 318) die Perigonblüthe von *Mirabilis* abgebildet und absichtlich neben eine echt dichlamydeische Blüthe einer gamopetalen Dikotyle gestellt worden, auch die Erklärung hinzugefügt, weshalb die fünf das Perigon einschliessenden grünen Blätter nicht im morphologischen Range eines Kelches stehen, sondern nur eine Hochblatthülle darstellen. Zugleich zeigt das Perigon selbst aber alle Eigenschaften gewöhnlicher gamopetaler Corollen in Entwicklungsweise und Textur. Mag man nun von der phylogenetischen Herausbildung der gamopetalen Corollen eine Anschauung haben, welche man will, es liegt an sich

nichts Bekanntes gegen die Annahme vor, dass das Perigon von *Mirabilis* denselben Entwicklungsgang durchlaufen sei. Dies zugegeben könnte man dann Neigung haben, das »Perigon« der Thymelaeaceen, also z. B. von unseren bekannten *Daphne*-Arten oder der in botanischen Gärten vielfach cultivirten *Pimelea*, aus gleichen Gründen für eine Corolle zu erklären, obgleich nicht wie bei *Mirabilis* irgend eine sichere Andeutung von kelchartigen Hochblättern sich unter dem Perigon befindet; da aber z. B. bei *Daphne* in dem Perigonrohre P (4) ein doppelter Andröceal-Cyklus A 4 + 4 fest wie bei gamopetalen Blüthen aus der Diospyroiden-Gruppe eingewachsen ist, das Perigon auch in den Eigenschaften der Textur und des süssen, Insecten anlockenden Geruches corollinisch ist, so würde man danach Neigung haben, diese Pflanzen als kelchlose Gamopetalen anzusehen. Aber es sind thatsächlich einige Thymelaeaceen (Arten von *Gnidia*) mit 4 auf dem Kelchrohre stehenden Petalen und dann erst folgenden zwei Staminal-Cyklen bekannt geworden, auf die hin man (wenigstens bis zum Beweise einer anderen Deutung) gezwungen ist, das Perigon dieser Ordnung mit den Calycifloren zu vergleichen, welche auf langem Kelchrohr die oft verschwindend kleinen Blumenblätter tragen und ebenfalls die Staminen in diesem Kelchrohre selbst angewachsen enthalten. So ist es schon in den bekannten *Fuchsia*-Blüthen zu sehen, wo der Kelch selbst auch die corollinische Färbung besitzt; doch sind dort immer noch die Staminen zusammen mit den Petalen auf dem Kelchrande eingefügt; dagegen zeigt die nebenstehende Figur von einer anderen Calyciflore die Insertion der Staminen unterhalb des Kelchrandes in dessen Rohre, ohne dass sie aus diesem herausragen, und mit dieser eigenthümlichen Bildung müsste demnach das Perigon von *Daphne* verglichen werden. Danach muss dann natürlich auch die systematische Stellung der ganzen Gruppe angeordnet werden, und so bilden die Thymelaeaceen eine den dichlamydeischen Calycifloren anhängende apetale Gruppe.



(B. 523.) Fig. 25.

Aufgeschnittene Blüthe (ohne Gynäceum) von *Olinia capensis*. T Kelchrohr, P die vier auf seinem Rande stehenden Corollenblätter, A der Insertionsring, St die 4 Staminen mit über ihnen stehenden Schuppen S.

Es geht aus solchen Erörterungen hervor, dass das natürliche System lebensfrisch aufgefasst und als dem jeweiligen Standpunkte der Kenntnisse entsprechend wandelbar in seinen Zusammenstellungen betrachtet werden muss; die Gruppencharaktere sind derartig, dass sie oft an der einzelnen Pflanze oder Gattung, in deren ganzem Entwicklungsgange überhaupt nicht beobachtet werden können, sondern aus ihren Verwandtschaften zu schliessen sind. Es kann daher die natürliche Methode, wie sie langsam sich wissenschaftlich entwickelt, auch nur schrittweise an den einzelnen Naturobjecten erkannt werden. Da noch immer, von der LINNÉ'ischen Zeit her, an die organischen Systeme die Forderungen der klaren Durchsichtigkeit zum Zwecke des diagnostischen Verfahrens gestellt werden, so ist es nöthig, in den für die wissenschaftliche Praxis sorgenden Floren die theoretisch abgeleiteten Principe des natürlichen Systems in eine einfache Empirie zu verwandeln, was gewöhnlich mit den in solchen Büchern vorangestellten »Bestimmungsschlüsseln der Ordnungen und Gattungen »bezweckt« wird. Diese Zwecke dürfen aber das Arbeiten am natürlichen System selbst nicht beeinflussen.

Als in den ersten Decennien unseres Jahrhunderts die natürliche Methode sich mächtig zu entwickeln begann, fand besonders die systematische Anordnung

des älteren und jüngeren de Candolle's Anklang, welche ein in den meisten Fällen ziemlich genügendes Aneinanderreihen der Ordnungen nach natürlicher Verwandtschaft gestattete und dabei doch eine einfache, ziemlich schematisch durchführbare Eintheilung in 4 Hauptgruppen aufwies, sodass in den meisten Fällen jeder Ordnung ein sicherer Platz in einer derselben angewiesen werden konnte. Es wurde dabei zunächst Rücksicht auf das Vorhandensein eines doppelten oder einfachen Perianths — aber mit dem Versuch einer starren Consequenz — genommen; dann wurde zwar der Charakter der gamopetalen oder choripetalen Corolle nicht zum zweiten Eintheilungsprincip für die Blüthen mit doppeltem Perianth gewählt, doch durch ein geschicktes Eintheilen nach der Staminalinsertion bewirkt, dass in Wirklichkeit alle gamopetalen Ordnungen zusammenstanden, und also auch, wenn man wollte, als gemeinsame Gruppe bezeichnet werden konnten. Diese vier grossen Haufen sind folgende:

1. *Thalamiflorae* oder *Thalamanthae.*[1]) Kelchblätter und (choripetale) Corolle ebenso wie Staminen und Ovarien auf dem Torus eingefügt: unter einander frei.

2. *Calyciflorae* oder *Calycanthae.* Kelchblätter verwachsen (gamosepal); der Torus den zusammenhängenden Grund des Kelches auskleidend. Corolle (choripetal oder gamopetal) und Staminen zusammen perigynisch auf dem Kelchrande eingefügt. Germen ober- oder unterständig.

In dieser zweiten Abtheilung schliessen sich zunächst choripetale Ordnungen an die erste an, dann folgen diejenigen gamopetalen Ordnungen, welche entweder ein unterständiges Germen und auf diesem die Corolle nebst den Staminen tragen (Compositen und Verw.), oder ein oberständiges Germen und Staminen perigyn frei von der Corolle (Ericaceen). In dieser Zusammenstellung liegen neben einigen Natürlichkeiten, besonders hinsichtlich des Anschlusses von Umbelliferen an die Caprifoliaceen, manche Unnatürlichkeiten; letztere haben bewirkt, dass auch die dem de Candolle'schen System gegenwärtig folgenden Botaniker es dennoch vorziehen, in diese Calycifloren je nach chori- oder gamopetaler Corolle eine Hauptheilung hineinzulegen.

3. *Corolliflorae.* Kelchblätter verwachsen, aber (fast ausnahmslos) vom Germen frei. Corolle gamopetal. Staminen in der Corolle eingefügt (epipetal!)

Dies ist die andere Hälfte der gamopetalen Ordnungen, in welcher die Staminen immer epipetal, und das Germen immer oberständig ist.

4. *Monochlamydeae.* Perianth einfach: Perigonblüthen; oder Perianth fehlend.

Diese Anordnung, welche wie gesagt die Durchführung natürlicher Principien ziemlich gut mit praktischer Durchsichtigkeit und Einfachheit verbindet, hat sich sehr viele Freunde erworben, ist im Princip noch jüngst von Bentham und Hooker in den *Genera plantarum* befolgt, wie sie früher in Meisner's *Plantarum vascularium genera* befolgt war, und steckt in der Mehrzahl der Florenwerke Deutschlands, Englands, Frankreichs, des Orients, Russlands mit Sibirien, Nord-Amerikas und in den englischen exotischen Floren Afrika's, Indiens, Australiens. Sie hat also gegenwärtig die umfänglichste Litteratur für sich.

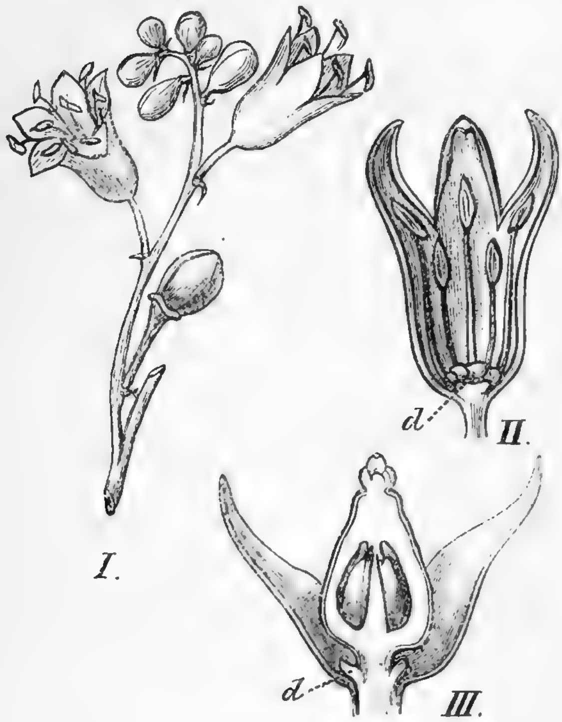
Dennoch ist dies insofern mit einem gewissen Unrecht der Fall, als die Ausführung des originalen Jussieu'schen Systems, in einer Reihe höchst werthvoller Werke weitergeführt, der natürlichen Methode weit mehr entsprochen und

---

[1]) Die letztere Bezeichnungsweise ist in A. de Candolle's »Anleitung zum Studium der Botanik,« übersetzt v. A. v. Bunge, 2. Aufl. 1844, gebraucht.

sich von dem diagnostischen Bestimmungswesen des LINNÉ'schen Sexualsystems am weitesten auf wissenschaftlichem Wege entfernt hat. Um dies zu beweisen, bedarf es nur der Schilderung zweier natürlicher Gruppen, welche, wenn sie im System entsprechende Berücksichtigung finden sollen, die DE CANDOLLE'sche Anordnung brechen; es sind dies die Gruppen der *Tricoccae* und *Caryophyllinae.*

Die Tricoccae. — Dieser Verwandtschaftskreis gruppirt sich um die Euphorbiaceen im weiteren Sinne, also mit Einschluss der oft als eigene Ordnung angesehenen Buxaceen; ausserdem darf man noch die Stackhousiaceen zu ihm zählen, und vielleicht die kleine Ordnung der im Habitus so sehr an die Ericaceen erinnernden Empetraceen. Die Hauptordnung, die der Euphorbiaceen, ist eine sehr natürliche und in ihrer Zusammengehörigkeit seit dem Erstehen der *Ordines naturales* niemals angezweifelte; der den meisten eigenthümliche scharfe Milchsaft, ja sogar ein besonderer Glanz und eine besondere saftige Weichheit der Blätter lässt sie auch vegetativ leicht erkennen, so wie der im Namen sich ausdrückende Fruchtcharakter die systematische Einheit festigt. Der ältere JUSSIEU machte aus der Mehrzahl der wichtigen und grossen Gattungen die »*Euphorbiae*« als erste Ordnung seiner »*Dicotyledones apetalae*« und rechtfertigte diese Stellung durch den Charakter: *Corolla nulla, sed interdum squamae aut divisurae calycinae interiores petaloideae.* Nun ist zwar die Mehrzahl der mit einem gut ausgeprägten Perianth versehenen Euphorbiaceen nach dem Typus der nebenstehend abgebildeten Gattung *Manihot* gebaut (s. Fig. 26), also monochlamydeisch diklin, die Staminen central in der männlichen Blüthe oder um eine drüsige Scheibe stehend; aber es giebt auch nicht wenige Gattungen (z. B. schon sogleich die mit *Manihot* nahe verwandte Gattung *Jatropha,* ferner z. B. die Gattungen *Bridelia, Ricinocarpus, Wielandia),* welche in dem verwachsenen und meist fünfgliedrigen Kelche ausserhalb eines grossen Discus 5 freie Blumenblätter tragen und also völlig normal dichlamydeisch gebaut sind. Von ihnen zeigt Figur 19 auf pag. 314 ein Diagramm, welches dort als Beispiel für eine normale, aus 4 isomeren Cyklen in Alternanz aufgebaute Blüthe gebraucht war. Allerdings pflegt bei den Euphorbiaceen selbst die Trennung der Geschlechter, welche (wie wir vorhin sahen) so oft die mangelhafte Ausbildung des Perianths begleitet, in der Mehrzahl der Fälle streng innegehalten zu werden; aber bei den Stackhousiaceen sind die Blüthen monoklin und die auf dem Kelchrande inserirten Blumenblätter verwachsen mit ihrem Basaltheil in einen Tubus, so dass diese verwandte Ordnung sogar gamopetale Corollen aufweist. Dieses und die übrigen Verwandtschaftszeichen weisen den Euphorbiaceen und Stackhousiaceen einen Platz neben den Celastraceen und Verwandten an, von denen z. B. die Ilicineen auch nicht selten



(B. 524.) Fig. 26.

I. Zweig mit männlichen Blüthen von *Manihot salicifolia* (nach POHL). II. eine einzelne männliche Blüthe von *Manihot grandiflora* im Längsschnitt; III. weibliche Blüthe derselben: d der hypogyne Discus; (nach der *Flora brasiliensis).*

gamopetale Corollen besitzen, und welche alle einer zwischen den Thalamifloren und Calycifloren DE CANDOLLE's stehenden Gruppe der Discifloren angehören, benannt nach dem Blüthendiscus.

Neben diesen hochentwickelten Euphorbiaceen haben wir aber in derselben Ordnung auch sehr einfach gebaute Blüthen, deren zwei die nebenstehende Fig. 27

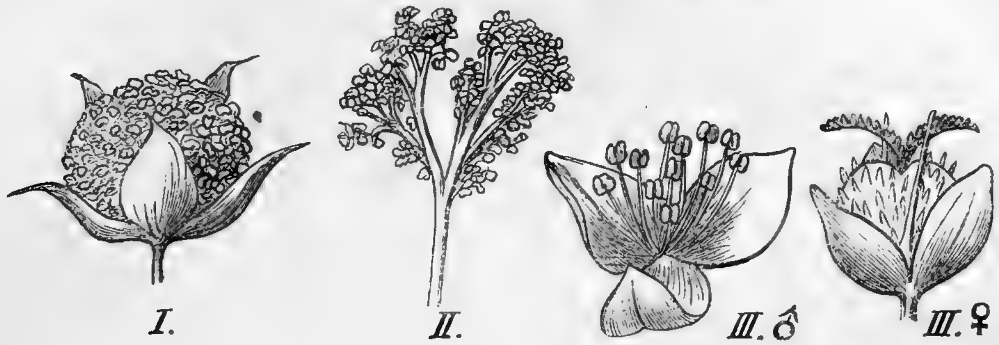


Fig. 27. (B. 525.)

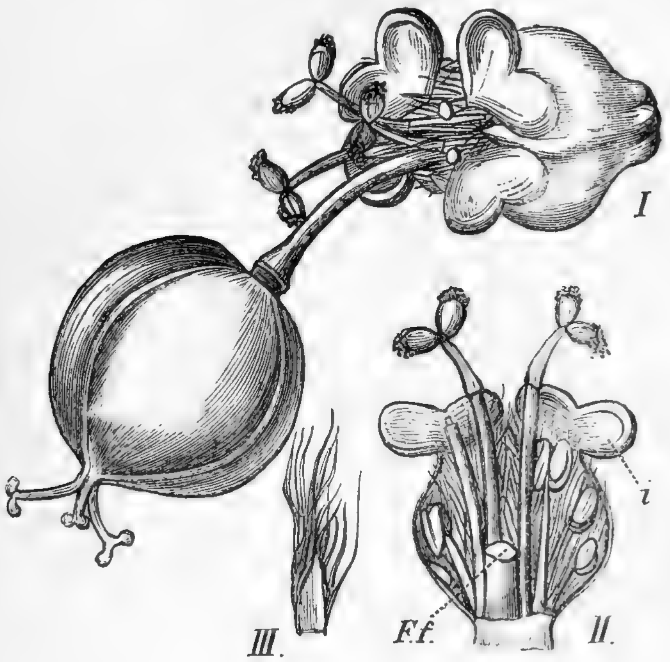
I. Männliche Blüthe von *Ricinus communis*, geöffnet; II. einzelnes reichverzweigtes Stamen aus derselben. — III. Blüthen von *Mercurialis perennis*, links männlich, rechts weiblich (3 Perigonblättter und 2 Staminodien).

veranschaulicht: ein fünfblättriger Kelch umschliesst bei Ricinus einen grossen Haufen von reich verzweigten Staminen, welche ohne Discusbildung, ohne Verwachsungen und ohne sonstige Anzeichen eucyklischer Organisation das Centrum der Blüthe einnehmen; bei *Mercurialis* ist das Perigon nur dreiblättrig, die zahlreichen Staminen ganz einfach in den männlichen Blüthen, während die weiblichen (mit 2 verwachsenen Ovarien statt der üblichen Dreizahl der Euphorbiaceen) durch zwei mit den Ovarien alternirende Staminodien eine eingetretene Reduction aus monoklinen Blüthen anzuzeigen scheinen. Hier haben wir also wirklich recht einfach gebaute Blüthen vor uns, die unter allen Monochlamydeen vielleicht am ehesten und allein noch mit den Urticaceen verglichen werden könnten, von denen sie aber durch den Fruchtbau so hinlänglich geschieden sind, dass man höchstens von einer theilweisen Analogie des Diagramms sprechen dürfte.

Eine noch grössere scheinbare Vereinfachung des Blüthenbaues, welche aber in Wirklichkeit gleichzeitig mit Entwicklungsverhältnissen hoher Organisation verbunden ist, finden wir bei *Euphorbia* selbst (s. Fig. 28). Auf den ersten Blick betrachtet scheint auch hier ein aus 4 oder 5 verwachsenen Blättern bestehendes Perigon vorhanden zu sein, in dessen Grunde zahlreiche Staminen um ein auf langem Stiel emporgetragenes Gynäceum stehen. Diese ältere, so zu sagen empirische Auffassung, welche gegenwärtig nur noch von wenig Seiten gestützt zu werden versucht wird[1]), ist durch R. BROWN's unzweifelhaft richtige Deutung ersetzt, nach welcher die scheinbare »Blüthe« von *Euphorbia* eine Inflorescenz nackter Blüthen in einer aus Hochblättern verwachsenen becherförmigen Hülle darstellt; in den Winkeln dieser einzelnen Involucralblätter des »Cyathiums« befinden sich wickelförmig angeordnete männliche Blüthen, jede aus nur einem einzigen terminal aufgerichteten Stamen auf dem davon scharf abgegliederten Blüthenstiel bestehend, nach dem Verblühen diesen Stiel noch kurze Zeit zurücklassend, und selbst am Grunde des Stieles durch ein zartes, gewimpertes Blättchen (Fig. 28, III)

1) Siehe EICHLER, Blüthendiagramme, Bd. II pag. 386.

gestützt (ausgenommen die erste Blüthe jedes in den Achseln der Involucralblätter i stehenden Wickels); damit hängt dann auch das successive Aufblühen der Staminen in der durch die Wickelanordnung vorgeschriebenen Reihenfolge zusammen. Das lang gestielte Gynäceum stellt demnach die centrale weibliche Blüthe vor; an der durch einen Ring unter den Ovarien scharf abgesetzten Stelle ist das hier nicht ausgebildete Perianth zu ergänzen, welches bei verwandten Gattungen wirklich vorhanden ist. — Alles deutet darauf hin, dass diese so »einfach« sich darstellenden Blüthen das Produkt einer Vervollkommnung durch Reduction stärker ausgegliederter Blüthen sind, welche sich zu einem Blüthenstande vereinigt haben und durch dessen Hochblätter wie durch ein eigenes Perianth geschützt werden; man hat nur nöthig, andere Tribus der Euphorbiaceen, die Dalechampieen und Hippomaneen zu vergleichen, um diesen Eindruck zu gewinnen. — Pflanzen dieser Art aber finden unter der monochlamydeischen Reihe, sofern wir dieselbe als ursprüngliche einfache Blüthenbildungen auffassen wollen, nicht ihren rechten Platz; ja, wenn man sie dorthin bringt, zerstören sie durch ihre thatsächlichen Beziehungen zu den Choripetalen auch für die Praxis des Systems jene übersichtliche Einfachheit, durch welche sich die DE CANDOLLE'sche Anordnung auf den ersten Blick so vortheilhaft auszeichnet. — Es giebt noch eine zweite Gruppe Choripetalen, welche mit den Euphorbiaceen selbst verwandt sind und ebenso wie diese zur Diklinie der Blüthen und Unterdrückung der Corolle hinneigen, während ihre Verwandten monokline dichlamydeische Blumen tragen, nämlich die Anacardiaceen. Diese letztere Ordnung aber und ihre Verwandten unterdrücken zwar in der Regel eins der Geschlechter, aber nur ausnahmsweise die Corolle, und sie stehen in so inniger Beziehung zu den Rutaceen, dass sie von diesen als Klasse nur künstlich geschieden werden könnten. Sie bilden daher in der Klasse *Terebinthinae* eine gewisse, zu den Diklin-apetalen überleitende Ausnahme, während die *Tricoccae* selbst in neuer systematischer Abgrenzung die den choripetalen Discifloren anzuschliessende Gruppe der *Disciflorae diclini-apetalae* als Hauptordnung ausfüllen.



(B. 526.) Fig. 28.
Euphorbia Pithyusa (nach einer Handzeichnung der Dresdner botanischen Bibliothek). I. Ganze Inflorescenz, drei männl. Blüthen entwickelt, in der Mitte die weibl. Blüthe weit herausgebogen; II. Längsschnitt durch den Becher, eine abgeblühte, zwei blühende und mehrere in der Entwicklung begriffene männl. Blüthen zeigend; F. f. der Stiel der abgeschnittenen weiblichen Blüthe, i eine Schuppe des Hochblatt-Involucrums. III. ein schuppiges Deckblatt einer einzelnen männl. Blüthe.

Die Caryophyllinae. — Durch BARTLING[1]) ist vor 60 Jahren der Zusammenhang inniger verwandtschaftlicher Natur auseinandergesetzt, welcher die Nelken und ihre Verwandten, die von JUSSIEU als *Caryophylleae* bezeichnete Ordnung,

[1]) Beiträge zur Botanik v. BARTLING und WENDLAND; Heft II (1825) pag. 135.

unter zahlreichen Uebergängen mit Melden und anderen, höchst unscheinbar blühenden Gewächsen verknüpft, und dieser Gruppe wurde damals der Name *Caryophyllinae* gegeben. Die Gründe dafür sind gleichzeitig so klar und richtig angegeben, bei späteren Untersuchungen hat sich in den Besonderheiten der

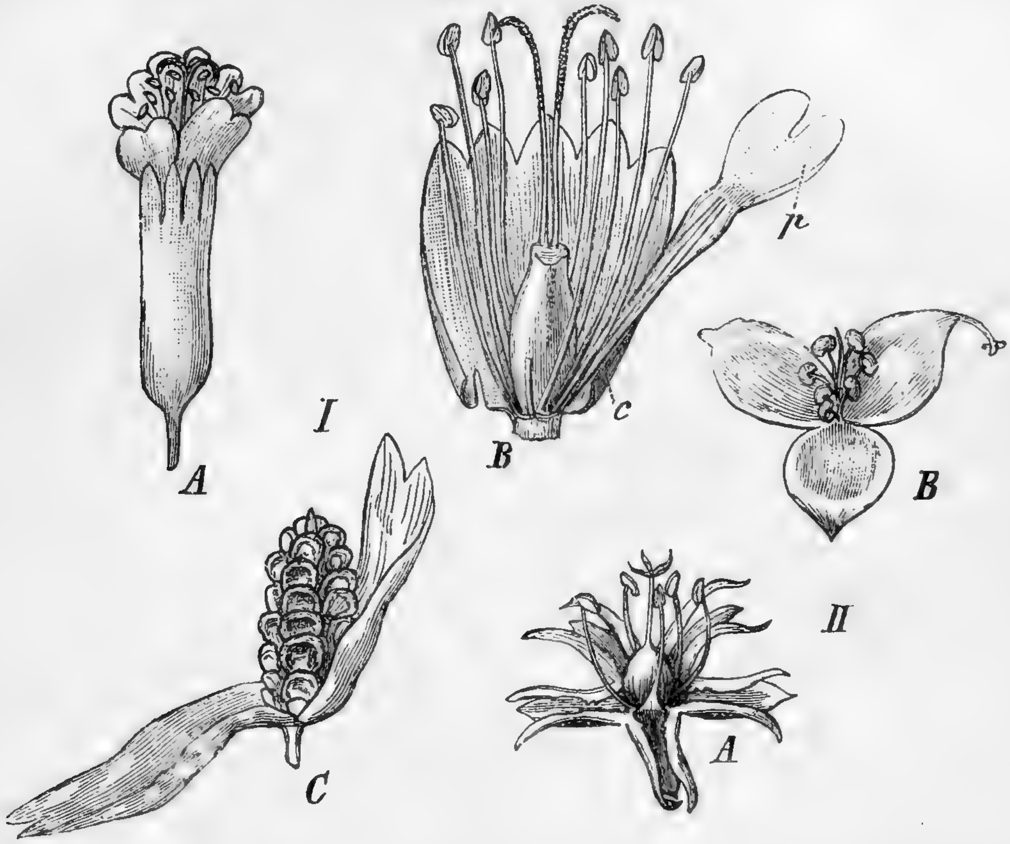


Fig. 29. (B. 527.)

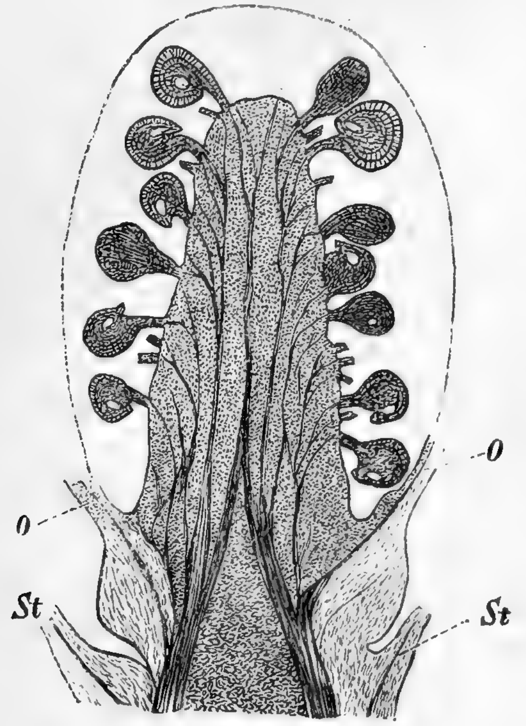
I. Analyse von *Saponaria depressa:* A Blüthe von der Seite, der Kelch hoch verwachsen, die Corolle unten von ihm umschlossen; B dieselbe aufgeschnitten und alle Petalen bis auf eins (p) entfernt; c der Kelch; von den 10 hypogynen Staminen A 5 + 5 ein vorderes abgeschnitten; C aufgesprungene Kapsel mit freier Centralplacenta (Trophospermium), die Oberfläche dicht mit rundlich-flachen Samen bedeckt. — II. A Blüthe von *Drymaria gracilis* mit gespaltenen schmaleren Petalen und 5 hypogynen Staminen A 5; B. von derselben die aufgesprungene dreiklappige Kapsel mit central an langen Nabelsträngen befestigten Samen.

centralen Placentation und des campylotropen Baues der Samenknospen mit der dadurch bedingten ringförmigen Gestalt des Embryos so viel Uebereinstimmendes ergeben, dass man die Hauptpunkte jener älteren Abhandlung nur zu wiederholen braucht, um zu zeigen, dass in gewissen Fällen die monochlamydeische Gruppe anders geordnet werden muss; denn es mischen sich in den Caryophyllinen Ordnungen mit und ohne Corolle, und ebenso solche mit perigyner und hypogyner Insertion des Andröceums, was diejenigen, welche das Jussieu'sche System weiter auszubauen bemüht gewesen sind[1]), nicht gehindert hat, die Caryophyllinen als eine besondere Einheit anzuerkennen.

Die Hauptordnung *Caryophylleae* Juss., welche den hier ausgesprochenen Nomenclaturregeln zu Folge Dianthaceen genannt werden mag, besteht aus den drei Tribus Sileneen, Alsineen und Polycarpeen, deren Analysen in Fig. 29 und 30 durch drei Blüthen (davon eine: *Drymaria*, eine Polycarpee) dargestellt sind. Der hochverwachsene Kelch, auch in der Regel ein dicyklisches Andröceum, zeichnet die Sileneen aus, der getrennte Kelch und ein di- oder monocyklisches Andröceum die Alsineen; die Insertion ist hypogyn, allerdings mit dem Zusatz,

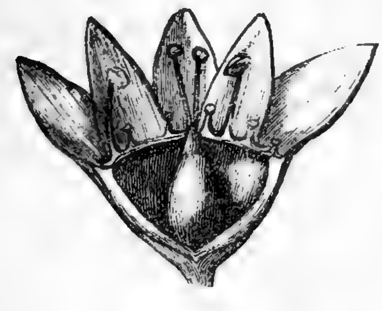
1) z. B. Endlicher, Brongniart, A. Braun, Decaisne, Eichler u. A.

dass die Alsineen einen hypogynen, oder indem er in Verwachsung mit dem Kelche tritt, vielmehr einen perigynen Ring[1]) besitzen, aus welchem vor jedem Sepalum sich eine gefärbte glänzende Drüse erhebt, die ein Filament trägt. Die freie Centralplacenta ist besonders bei den Sileneen gross und stark entwickelt (Fig. 30), sehr samenreich, und aus den campylotropen Samenknospen entwickeln sich zu Ringen, Spiralen, Hufeisenformen eingerollte Embryonen, die ein mehliges Perisperm einzuschliessen pflegen. — Die Tribus der Sileneen selbst zeigt keine besonders nahen Verwandtschaften als eben zu ihren Ordnungsgenossen, den Alsineen, mit denen sie durch Uebergänge zusammenhängt; die Alsineen aber stehen in inniger Beziehung zu einer Reihe von anderen Ordnungen, die dadurch mit den eigentlichen Nelken verknüpft werden.



(B. 528.) Fig. 30.
Längsschnitt durch die Centralplacenta mit campylotropen Samenknospen von *Agrostemma;* O die abgeschnittenen Ovarien-Wände; St. zwei abgeschnittene Staminen. (10:1 vergrössert.)

So eröffnet schon JUSSIEU selbst[2]) seine Ordnung mit der Gattung *Ortegia*, welche mit anderen Gattungen von perigyner Insertion (nach der beistehenden, von anderen Beschreibungen abweichenden Analyse zu urtheilen, s. Fig. 31) verbunden sich an die Calycifloren der Dikotylen anschliesst, aber dabei den Bau der Centralplacenta und Samenknospen ebenso wie den der Vegetationsorgane und cymösen Inflorescenz beibehält. Schon frühzeitig fand man, dass die JUSSIEU'sche Ordnung der Portulaceen, ebenso die der Amaranthen, nach allen Principien der natürlichen Systematik an die Caryophyllen anzuschliessen sei, da sie in allen wesentlichen Punkten die grösste Uebereinstimmung mit diesen zeigte (immer wieder vermittelt und erklärt durch die Alsineen und Polycarpeen), nur nicht in den Punkten der Insertion und des Vorhandenseins von Blumenblättern. Diese Punkte sind ja sonst allerdings von sehr grosser Constanz und daher meistens von entscheidender Bedeutung; aber die Insertion sieht man in derselben, durch die natürlichste Verkettung zusammengehaltenen Ordnung zwischen hypogyn (ohne oder mit Discus) und perigyn wechseln, und den Charakter des dichlamydeischen und monochlamydeischen Perianths sieht man zuweilen bei verschiedenen Individuen derselben Art wechseln, indem die Petalen bald als sehr kleine, staminodienartige Börstchen in richtiger Zahl und Stellung vorhanden sind, bald aber ganz fehlen (Fig. 31). Es bewahrheitet sich also auch hier wieder der sonst bei der systematischen Zusammenfügung kleinerer Gruppen



(B. 529.) Fig. 31.
Blüthe von *Ortegia hispanica* aufgeschnitten, auf dem Kelchrande fruchtbare Staminen neben Staminodien. (Nach einer Handzeichnung der botan. Bibliothek in Dresden von einem Gartenexemplar.)

[1]) Vergl. BARTLING a. a. O., pag. 186.
[2]) *Genera Plantarum,* Edit. USTERI 1791, pag. 332.

gefundene Grundsatz, dass Charaktere von grosser Constanz in manchen Ordnungen schwankend werden und dort nur für Unterabtheilungen entscheidende Bedeutung haben (s. oben, pag. 274). —

Bei den Portulaceen (oder nach Ausschluss von *Portulaca* selbst: Aizoaceen) freilich stossen wir schon wieder auf andere Blüthenorganisationen, welche, wenn sie unvermittelt daständen, kaum an den regelmässigen Nelkentypus anzuschliessen sein würden. Eine solche abweichende Blüthe nach der Formel: K (2) C(5) A || 5 G(3) stellt Fig. 32 in *Claytonia* dar. Wir haben hier also zunächst Anisomerie in Kelch und Corolle, dann eine basilare Verwachsung der Corolle unter den Petalen selbst und mit dem Andröceum, dessen einzelne Glieder der Mitte jedes Petals gegenüberstehen (!), und nur das Gynäceum mit seinen drei campylotropen Samenknospen und der daraus hervorgehenden Fruchtkapsel macht sogleich den Caryophylleen-Eindruck und erinnert z. B. an die in Fig. 29, B mitgetheilte Analyse. Wäre dies nicht der Fall, so würde hier die Blüthenbildung abgesehen von dem zweigliedrigen Kelche viel eher an Primulaceen heranstreifen, deren Petalen nicht selten auch nur schwach an der Basis verwachsen und die Staminen auf ihrer Mitte tragen, zugleich auch centrale Placentation besitzen aber allerdings mit anderen Samen. Eine continuirliche Reihe von direkt verwandtschaftlich zusammenhängenden Formen, welche hier einzeln aufzuführen der Raum verbietet, bringen aber trotzdem auch diese Aizoaceen an die vorher genannten Ordnungen heran, und durch sie ist es nun wieder nur noch ein weiterer Schritt zu den Salsolaceen.

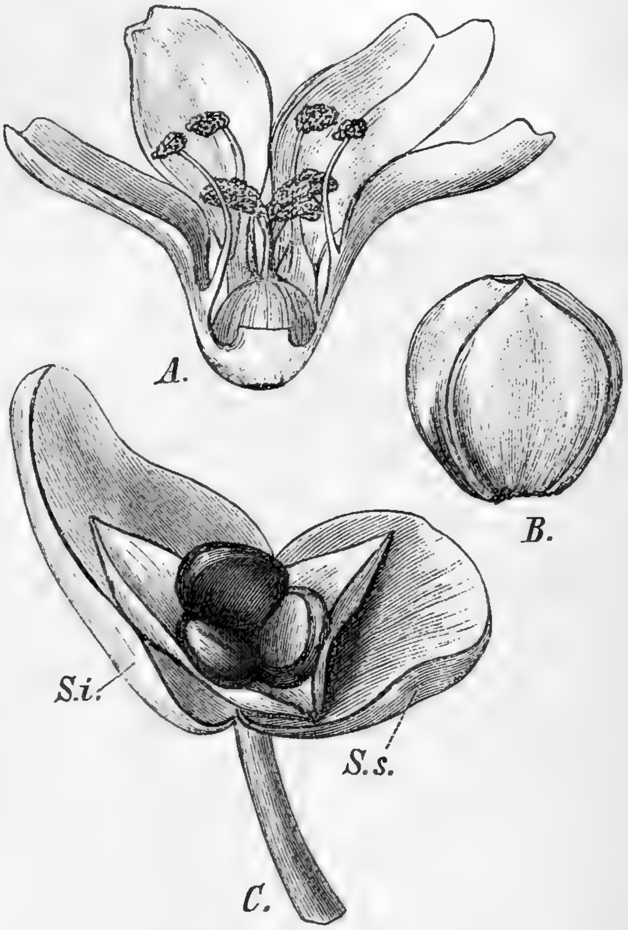


Fig. 32. (B. 530.)

Analyse von *Claytonia perfoliata*: A. die an der Basis gamopetale Corolle mit den auf ihr inserirten Staminen (»*Stamina epipetala opposita*«) und dem Gynäceum; ein Petal vorn abgeschnitten; B. dreieckige Kapsel; C. dieselbe aufgesprungen mit den 3 central im Grunde sitzenden Samen, deren ringförmiger Embryo am Rande sich abhebt, S. i. das untere und S. s. das obere Kelchblatt.

Den Anschluss dieser, der durch die Amarantaceen-Alsineen schon lange als festbegründet galt, kann man für unsere Darstellung am bequemsten durch die Baselleen erklären, welche früher entweder als eigene Ordnung aufgefasst oder zu den Salsolaceen gebracht wurden, welche aber Eichler[1]) mit gutem Grunde als Unterordnung der Aizoaceen ansieht. Sie theilen nämlich das Diagramm dieser Ordnung, aber im Grunde des Germens ist nur eine einzige campylotrope Samenknospe, und die Corolle hat kelchartige Textur.

Da wir nun das Fehlen der Corolle, also das Auftreten ächt monochlamy-

[1]) Blüthendiagramme, Bd. II, pag. 128.

deischer Blüthen mit morphologischem Range des Perianths als Kelch bei den Paronychiaceen, zumal ihrer Tribus Scleranthreen u. a. ebenfalls bemerken, so gelangen wir ohne Sprung zu den Salsolaceen (synonym mit Chenopodiaceen), deren Analyse Fig. 33 darstellt: ein verwachsenes Perigon (K 5), ein perigyner Ring mit 5 den Sepalen gegenüberstehenden Staminen, ein zartes, dünnhäutig-einfächeriges und nur *eine* im Grunde befestigte Samenknospe vom gewöhnlichen campylotropen Bau bergendes Germen mit einem in 2 Stigmen gespaltenen Stylus findet man bei den am vollständigsten entwickelten Gliedern dieser Ordnung; bei anderen sinkt das Perianth auf 3, 2, ja ein einziges Sepalum herab, die Staminen werden reducirt und statt beider Geschlechtsfunctionen tritt Diklinie in die Blüthen ein. So finden wir bei den Salsolaceen höchst einfach gebaute, monochlamydeische und zugleich dikline Blüthen, welche für sich allein betrachtet, kaum anders als mit Polygoneen, Urticeen verglichen werden könnten, so aber in natürlicher Stufenleiter mit den Diantheen zusammenhängen.

(B. 531.) Fig. 33.

I. Blüthe von *Chenopodium ficifolium*. II. Aufgesprungene einsamige Schlauchfrucht von *Acroglochin chenopodioides*; der lange Funiculus (f) trägt den Samen, dessen ringförmiger Embryo am Rande durchschimmert.

Um das Maass der Abweichungen voll zu machen, kommen nun auch zum Anschluss an alle diese Ordnungen, ausser den von den Salsolaceen nur sehr wenig verschiedenen Amarantaceen, die Phytolacceen mit schwankender und bis zu grosser Menge heranwachsender Staminalzahl, in deren Blüthenbau Eichler[1]) einen besonders deutlichen Anschluss von Apetalen zu Corollaten sieht, und ausserdem die Nyctagineen, deren merkwürdiges Perianth oben (pag. 319 mit Fig. 21, II) ausführlicher besprochen wurde. In dem corollenartigen Rohre des Perianths von *Mirabilis* alterniren die Staminen mit den 5 Zipfeln, sonst liesse sich die Blüthe der Portulaceen am besten damit vergleichen. Auch so lässt sich behaupten, dass die Nyctagineen nicht mehr sehr gut in den Rahmen der übrigen Caryophyllinen hineinpassen und wohl nur desshalb dort am besten stehen, weil man keine nähere Verwandtschaft für sie aufgefunden hat. Bei anderen Ordnungen, die man wohl auch des analogen Samenbaues wegen zu den Caryophyllinen hat bringen wollen, wie z. B. bei den Cacteen nach Brongniart, liegen keine zwingenden Gründe dazu vor, sondern für sie sind andere Anschlüsse natürlicher.

Mit dieser Erweiterung um einen Theil der Portulaceen, Phytolacceen und auch Nyctagineen steht heute die Gruppe der Caryophyllinen als eine nothwendige systematische Einheit da, wie sie von Bartling gekennzeichnet wurde: »So schliesst sich denn mit den Chenopodieen eine Reihe von dikotyledonischen Familien, deren niedrigste Stufe wir in den fleischigen, blattlosen mit einer höchst einfachen Blüthen- und Fruchtbildung versehenen Salicornien zu erblicken glauben, deren höchste Ausbildung aber in den prachtvollen Dianthen und Lychnisarten nicht leicht verkannt werden mag.«

»Es scheint nicht unzweckmässig, diese Reihe nahverwandter Familien als

[1]) Blüthendiagramme, Bd. II, pag. 91.

eine Klasse anzusetzen, der man, wie ich glaube, am füglichsten den Namen *Caryophyllinae* beilegen kann . . . .; sie gränzt zunächst an die Polygoneen, an die Portulaceen, und an die Salicarien.« Es ist also wiederum hier eine grosse Gruppe von Gewächsen, an die bei einer primären Eintheilung der Dikotylen wohl gedacht werden muss, welche mit grosser Constanz im Ovar- und Samenbau eine ebenso grosse Freiheit in der Ausbildung des Perianths und in den Insertionen verbindet, und welche daher nach eigenen Principien gehandhabt sein will. In der Divisionseintheilung ist sie daher als eigene Division, unbekümmert um die Perianthbildungen ihrer Verwandten, hingestellt, und es ist dieser Division der — wie es scheint zuerst von BRONGNIART für sie angewendete — Name *Cyclospermae* in Erinnerung an ihren hauptsächlichsten Charakter ertheilt.

Beziehungen zwischen Chori- und Gamopetalen. — Wir haben uns nun noch etwas eingehender mit der Abgrenzung der gamopetalen Ordnungen zu beschäftigen, sowie mit der Frage, ob dieselben eine natürliche, geschlossene Einheit darstellen oder ob sie vielmehr mit mehreren choripetalen Gruppen in innigem Zusammenhange stehen und also mehrfache Anschlüsse bieten. Die Gruppe der *Gamopetalae* (oder wie die ältere Terminologie sich ausdrückte, *Monopetalae)* ist eine sehr alte; aber schon zuerst wurde sie nicht als Einheit von JUSSIEU aufgestellt, sondern in vierfacher Zertheilung, welcher, wie wir sehen werden, auch heute im Lichte der phylogenetischen Anordnung eine tiefere Begründung unterliegt. Die vier ursprünglichen Gruppen bei JUSSIEU sind:

1. *Dicotyledones monopetalae corollâ hypogynâ* (Klasse VIII der »Genera« enthaltend Primulaceen, Labiatifloren, Tubifloren etc.);
2. „ *monopetalae corollâ perigynâ* (Klasse IX enthaltend Ebenaceen, Ericaceen, Campanulaceen, also mit Ausnahme der Ebenaceen meist nur Ordnungen, deren Staminen nicht in der Corolle inserirt sind);
3. „ *monopetalae corollâ epigynâ, antheris connatis* (Klasse X enthaltend die Compositen allein);
4. „ *monopetalae corollâ epigynâ, antheris distinctis* (Klasse XI enthaltend Dipsaceen, Rubiaceen, *Caprifolia,* also die Ordnungen mit unterständigem Germen und in der Corolle inserirten Staminen nach Ausschluss der Compositen).

Hinter dieser vierten Abtheilung der Gamopetalen ist ein sehr natürlicher Anschluss erreicht, der uns als der erste und wichtigste und auch von der Mehrzahl der Systemdarstellungen erstrebte entgegentritt: es schliessen sich als Klasse XII. bei JUSSIEU die epigynischen Choripetalen an, an ihrer Spitze die Araliaceen, so aber, dass *Cornus* und *Hedera* noch in die 11. Klasse gerechnet sind und unter den Caprifolien rangiren. Es ist seitdem von allen Systematikern anerkannt, dass hier eine direkte natürliche Verwandtschaft existirt, und dass besonders die Caprifolien, Tribus Sambuceen, so innig mit den Cornaceen zusammenhängt, dass die bei den ersteren gamopetale und bei den letzteren choripetale Corolle eigentlich den einzigen Unterschied darstellt. Die Klassen X. und XI. des älteren JUSSIEU bilden dagegen nur eine einzige grosse natürliche Abtheilung mit noch einigen Erweiterungen und stellen die gamopetale Gruppe mit unterständigem Germen dar; nur mit dieser, nicht aber mit den übrigen Gamopetalen hängen die Corneen, Araliaceen und Umbelliferen zusammen.

Die Cucurbitaceen sind in ihrer systematischen Stellung in zweifach verschiedener Weise untergebracht: die einen betrachten sie als Gamopetale, welche

dann des unterständigen Germens wegen neben die Campanulaceen gebracht und also auch der eben genannten Gruppe angeschlossen werden; die anderen betrachten sie als Choripetale aus der Verwandtschaft der Loasaceen, Passifloraceen, Cacteen; dass sie ausserdem auch für Monochlamydeen gehalten sind, gehört einer älteren Zeit an. Thatsache ist, dass ihre Corolle bald frei, bald verwachsen, ihr Germen aber unterständig ist; sie stellen also eine Uebergangsordnung dar, welche ebenso von den Campanulaceen zu den Choripetalen (Loasaceen etc.) überleitet, wie die Corneen von den Sambuceen zu den choripetalen Araliaceen. Auch muss man mit den Cucurbitaceen eine andere, sehr kleine und viel weniger bekannte Ordnung, die Papayaceen (oder Caricaceen) zusammenstellen, bei deren diklinen Blüthen die männliche Corolle gamopetal, die weibliche choripetal, das Germen aber oberständig ist.

Andere gamopetale Ordnungen, nämlich die mit oberständigem Germen und in der Corolle inserirtem Andröceum versehenen (Jussieu's Klasse VIII.), zeigen aber ganz andere Anschlüsse. Auch hier existirt eine kleinere Ordnung, welche wegen ihres wechselnden Verhaltens in der Corolle bald zu den Gamopetalen, bald zu den Choripetalen gestellt wurde: es sind dies die Ilicineen (Aquifoliaceen) von denen gerade der bekannteste Repräsentant bei uns, *Ilex Aquifolium*, gamopetale Corollen hat, aber andere Species und Gattungen nicht. Man ist daher jetzt einig darin geworden, in diesem Falle die gamopetalen Corollen als Einzelausnahmen zu betrachten und der sonstigen Verwandtschaft wegen *Ilex* mit den Olacineen und Celastraceen zusammen unter die Choripetalen zu bringen. Aber der Anschluss zwischen beiden grossen Gruppen ist auch hier ein inniger und wird durch andere Gattungen vermehrt, von denen nur *Salvadora* und *Cyrilla* genannt werden mögen: *Salvadora* und die wenigen ihr zu einer eigenen Ordnung angeschlossenen Gattungen sind kurz gamopetal und scheinen sich ganz innig an die gamopetalen Oleaceen anzuschliessen; es mag die Bemerkung genügen, dass *Salvadora persica* in den Vegetationsorganen, Blüthenständen, Blüthenbau und Beerenfrucht den Eindruck eines Liguster oder einer Olive macht, aber wie bei den Celastraceen in der Corolle mit 4 Staminen in Alternanz versehen ist; früher glaubte man sie an die Plumbagineen anschliessen zu sollen, weil bei dieser gamopetalen Ordnung die Petalen oft »bis zum Grunde gespalten« sind, d. h. weil sie überhaupt nicht verwachsen sind. Denn der Ausdruck »bis zum Grunde gespalten« repräsentirt die Idee, dass eine von Haus aus gamopetale Corolle durch Spaltung zur Choripetalie zurückkehre, ist aber nur durch Verwandtschaftsbeziehungen aufgebrachte und bisher in nichts sicherem begründete Meinung, für die wohl auch die entwickelungsgeschichtlichen Anhaltepunkte ausbleiben werden. — Die Cyrilleen bilden eine andere kleine Ordnung, welche im Habitus und Blüthenständen strauchigen Ericaceen, z. B. *Clethra*, am nächsten kommt und deren 5 Petalen am Grunde nur so schwach verwachsen und durch die dazwischen inserirten 5 Staminen gleichsam verbunden sind, dass man sie trotzdem von den Gamopetalen fort in die Verwandtschaftsreihe der Ilicineen und also wieder ebenfalls auch der Celastraceen gebracht hat. Die Ericaceen selbst, welche stets unter den Gamopetalen rangirt stehen, haben in den Pyrolaceen unzweifelhaft in der innigsten Verwandtschaft mit ihnen stehende Choripetalen, welche nur eine erkünstelte, schematisirende Systematik von ihnen trennen würde; sie sind also ein Gegenstück zu diesem Anschluss, indem nicht allein choripetale Ordnungen einzelne gamopetale Gruppen, sondern auch umgekehrt, die Gamopetalen einzelne choripetale Ordnungsgruppen in sich schliessen müssen.

Noch eine andere Ordnung, die der Brexiaceen, ist (vielleicht fälschlich) von Brongniart als ein Bindeglied der Ericaceen mit einer ganz anderen choripetalen Gruppe, nämlich den Hydrangeen und Francoaceen aus dem Verwandtschaftskreise der Saxifrageen betrachtet worden.

Es sind dann oben schon die Beziehungen angedeutet, welche der Blüthenplan in den zu den Caryophyllinen gerechneten Aizoaceen *(Claytonia)* zu manchen Plumbagineen mit an der Basis der kurz verwachsenen Petalen und mitten auf diesen stehenden Staminen aufweist, Beziehungen, welche sogar noch durch die centrale Placentation und einen einigermassen analogen Bau der Samenknospe erweitert werden. Bei den Primulaceen finden wir ja sogar in einzelnen Gattungen, *Asterolinum* und *Apochoris*, völlig freie Blumenblätter, so dass diese Einzelfälle sich zu der Ordnung verhalten, wie die Pyrolaceen und Monotropeen zu den Ericaceen.

Ebenso sind noch aus vielen anderen Ordnungen der Choripetalen einzelne Ausnahmen bekannt geworden, wo die Corolle hochentwickelt gamopetal ist; als weitere Beispiele mögen die zu den Diosmeen (Rutaceen) gehörige Gattung *Correa* mit lang röhriger Corolle, und die *Nymphaea* verwandte Gattung *Barclaya*[1]) aus den malayischen Gewässern mit vielen, einen Tubus bildenden Petalen genannt werden.

Während also aus diesen Betrachtungen sich ergiebt, dass die Gruppe der Gamopetalen keine einheitliche ist, dass sie bei ihren vielseitigen Beziehungen zu den Choripetalen mehrfachen phylogenetischen Ursprungs ist und deshalb als eine analoge Umformung aus verschiedenen, ursprünglich freiblätterigen Ordnungen angesehen werden muss, während also hiernach eine Auflösung der Gamopetalen in verschiedene, mit den Choripetalen in innigeren Verband zu bringende Theile natürlich erscheint, lassen sich auf der anderen Seite grosse gamopetale Gruppen nennen, welche jedes offen zu Tage liegenden Anschlusses an die Choripetalen entbehren und nur unter sich oder mit anderen gamopetalen Gruppen zusammenhängen. Dafür mag als Beispiel die Labiatifloren-Gruppe dienen, aus der auch gar keine normalen Abweichungen vom Charakter der Gamopetalie bekannt sind, und welche sich durch die Gesneraceen (die allein von den Labiatifloren zum Theil ein unterständiges Germen haben) an die Columelliaceen, und durch diese weiter vermittelt an die Rubiaceen aus der normalepigynen Gruppe der Gamopetalen anschliessen. Fest geschlossene Gruppen dieser Art, welche sich durch Beispiele leicht vermehren liessen, zwingen dazu, die Gamopetalie neben allen Durchbrechungen und Kreuzverwandtschaft doch als ein bindendes Kriterium hoch systematischen Ranges aufrecht zu halten, zumal sich schliesslich sonst das ganze System der dichlamydeischen Dikotylen in unbestimmtere Gruppen auflösen würde, ohne dass die Natur selbst auf diese oder jene Weise in befriedigender Reinheit dargestellt werden könnte. Und wenn oben von den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Oleaceen, Salvadoraceen, Ilicineen-Celastraceen und etwa auch noch Sapindaceen die Rede war, so kann andererseits auch wiederum von anderen, ebenfalls auf morphologische Analogie anderer Art gegründeten Beziehungen zwischen Oleaceen und Rubiaceen[2]) gesprochen werden, in deren Rahmen die Ober- und Unterständigkeit der Ovarien den Hauptunterschied bildet.

---

1) Vergleiche Hooker in Transactions of Linn.-Society, Bd. XXIII, Taf. 21.

2) Maout et Decaisne, Traité général, pag. 231.

Jedenfalls aber hat sich ergeben, dass die gesammten Gamopetalen und Choripetalen, von denen letztere selbst wiederum innig mit den Monochlamydeen verbunden sind, nicht etwa scharf einander gegenüberstehende geschlossene Einheiten bilden.

Begründung von 12 Divisionen. — Nach den in der vorhergehenden Besprechung auseinander gesetzten oder flüchtig angedeuteten Principien muss das Gesammtsystem der Dikotylen behandelt werden, und es versteht sich, dass viel schwieriger als bei den Monokotylen hier eine einfache und naturgemässe Aneinanderreihung der Ordnungen nach natürlicher Verwandtschaft stattfinden kann, da die Beziehungen hier viel stärker kreuzweis nach mehreren Richtungen auseinander gehende sind. Diesem Umstande muss Rechenschaft getragen werden durch Bildung einer grösseren Zahl von Divisionen, deren Anordnung eine durch die nächstliegende und stärkste Verwandtschaft bedingte sein soll, welche aber zu den anderen, an entfernten Plätzen stehenden Divisionen vielfach ebenfalls Beziehungen zeigen, von denen die wichtigsten bei jeder einzelnen anzuführen sind; das eben ist natürliche Systematik, welche nur in den seltensten Fällen ihre Resultate in einer für sich selbst ohne weitere Zusätze sprechenden Reihenanordnung mittheilen kann.

In Zurückverweisung auf die früheren Auseinandersetzungen (pag. 243 u. folg.) sind die Dichlamydeen, und von diesen die Gamopetalen mit fest geordneten oligocyklischen Blüthen und mit unterständigem, womöglich einsamigem Germen als die im Allgemeinen höchste Entwicklungsstufe der Dikotylen zu betrachten. Diesen Voraussetzungen entsprechen die Compositen, Dipsaceen, Rubiaceen etc., von denen die ersteren in dem System des jüngeren JUSSIEU, ebenso in dem von FRIES u. A. an die Spitze gestellt sind, und diesem Verfahren haben sich viele systematische Anordnungen der Neuzeit angeschlossen.

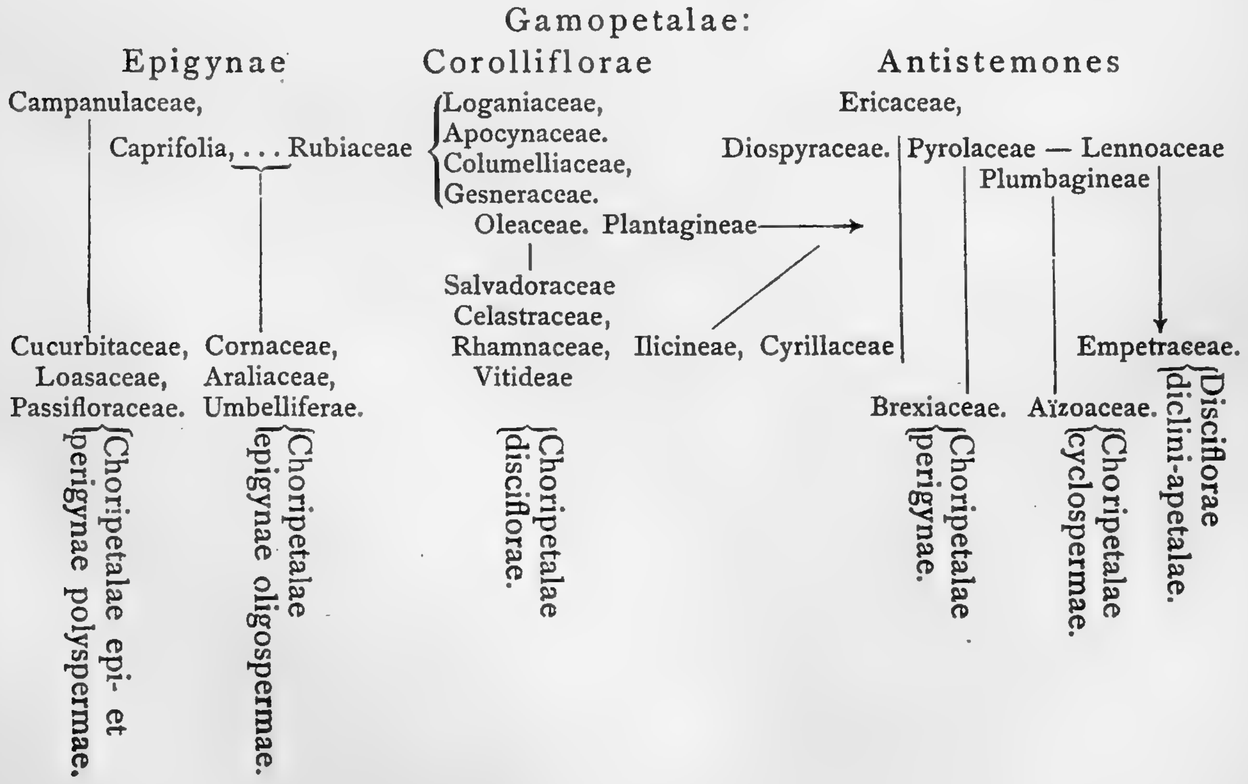
Die Ranunculaceen, welche in dem DE CANDOLLE'schen System an die Spitze der Dikotylen und der Blüthenpflanzen überhaupt gestellt sind, verdienen diesen Platz durchaus nicht. Grund dafür war, dass bei diesen spiroidisch gebauten Blüthen mit vielfachen Formeln von $C\infty$ $A\infty$ $G\infty$ alle Einzelorgane frei von einander sind, was zwar einen guten Anlass geben konnte, nach dem Princip der Verwachsung eine Anreihung der Ordnungen vorzunehmen, aber im Lichte der heutigen, phylogenetischen Morphologie betrachtet, gerade einer niederen Blüthenorganisation entspricht. Das gerade Gegenstück zu ihnen bieten die Compositen mit grösstmöglichster Verwachsung aller einzelnen Blüthencyklen untereinander und Beschränkung auf ein durch den cyklischen Charakter der Blüthe vorgeschriebenes Maass der Einzelorgane.

Die Leguminosen, welche in der BARTLING-ENDLICHER'schen Anordnung und ihren Folgesystemen an die Spitze der Dikotylen gestellt wurden, haben ein viel grösseres Anrecht darauf als die Ranunculaceen. Jedoch ist ihr einziges Ovar oberständig und meist vielsamig, das Andröceum dicyklisch, die Corolle in zygomorphem festen Anschluss aller Einzelblätter doch immerhin freiblättrig. Was man zu Gunsten der Leguminosen an der Spitze der Dikotylen in Hinsicht auf ihre Blüthenorganisation sagen könnte, lässt sich fast alles ebenso auch von den Labiaten sagen, die aber mit gamopetaler Organisation noch so viel mehr fortentwickelte Eigenschaften, namentlich auch ständige Reductionen im Andröceum, zeigen.

Es sollen also die *Gamopetalae epigynae* an die Spitze der Dikotylen gestellt werden, und es handelt sich nun um ihren Anschluss. Es wurde oben (pag. 359) die direct verwandtschaftliche Linie von den Compositen-Rubiaceen zu den Cornaceen-Araliaceen besprochen, die sowohl JUSSIEU, als DE CANDOLLE und LINDLEY zum Ausdruck gebracht haben. Sollte das auch hier geschehen, so müssten die Gamopetalen an dieser Stelle abbrechen, die epigynen Choripetalen mit den Cornaceen folgen, und ein weiterer Anschluss gesucht werden. Dies

erscheint unpraktisch (— denn die Art und Weise, in welcher von den verschiedenen vorhandenen Verwandtschaftsbeziehungen Anschlüsse gewonnen werden, ist oft nur eine Frage praktischer Entscheidung —), weil den Araliaceen soviele andere Choripetalen im bindenden Zusammenhange folgen, dass die ganze Reihenfolge der Gamopetalen zerrissen würde. Denn da auch die Campanulaceen zu den *Gamopetalae epigynae* gehören, so müssten sich diesen die Cucurbitaceen und in deren Gefolge die Loasaceen etc. anschliessen, womit schliesslich die ganzen calyciflorischen Choripetalen an die erste Division anzuhängen sein würden. Es scheint daher zweckmässiger, auch die zweite und dritte Gruppe der Gamopetalen als nächste Divisionen folgen zu lassen, da besonders von der zweiten die Labiatifloren überhaupt unter den Choripetalen keine nahe Verwandtschaften haben. Diese beiden Divisionen sind die *Gamopetalae corolliflorae* und *G. antistemones;* beide haben fast ausnahmslos oberständiges Germen. Die Corollifloren haben als gewöhnlichste Diagrammformel K (5) C (5) A 5 G (2), die Antistemonen dagegen K (5) C (5) A ‖ 5 + 5 G (5), oder nur A ‖ 5, seltener A 5; bei den Corollifloren sind also die Staminen immer in der Corolle inserirt (epipetal) und monocyklisch; bei den Antistemonen stehen sie häufiger perigyn frei von der Corolle, bei anderen auch epipetal, sind aber entweder in zwei Cyklen vorhanden (aus welchem Grunde Warming diese Gruppe von Ordnungen die »*Pentacyclicae*« genannt hat), oder sie sind zwar monocyklisch aber dann meistens antipetal gestellt, nicht in Alternanz mit der Corolle. Ericaceen, Diospyraceen, Primulaceen und deren Verwandte bilden den Kern dieser antistemonen Gamopetalen, welche, wie oben gesagt wurde, sowohl mehrfache Anschlüsse an die Choripetalen zeigen als auch in einigen den Ericaceen verwandten Gliedern selbst schon choripetal sind. Es ist also praktisch, diese Division an den Schluss der Gamopetalen zu stellen, und als zweite die ächten Corollifloren vor sie zu setzen, da diese sich in mehreren Gliedern auch direct an die Rubiaceen anschliessen, nämlich erstens durch die Columelliaceen an die Personaten, und zweitens noch mehr durch die Loganiaceen an die Apocyneen und Verwandte.

Die ersten Divisionen haben dann also folgende wichtigsten Anschlüsse:



Diesen Anschlüssen und überhaupt den mannigfachen Beziehungen, in denen die Gamo- und Choripetalen zu einander stehen, wird im System nur dann einigermaassen genügender Ausdruck gegeben werden können, wenn die Gamopetalen nicht als eine einzige geschlossene Masse angesehen sondern in drei Divisionen getheilt (wie oben) angeführt werden, wenn auch diese drei Divisionen aus inneren und äusseren Rücksichten beisammen belassen werden.

Schwieriger wird die Anordnung bei den choripetalen Divisionen. Es versteht sich von selbst, dass die epigynisch inserirten Ordnungen, wie die Cornaceen, Araliaceen und andere, welche eben genannt sind, zuerst zu folgen haben, da sie ja gewissermaassen ein ausgelassener Anschluss der *Gamopetalae epigynae* sind. Auch zeigen die übrigen angeführten Anschlüsse, dass die eigentlichen Thalamifloren, wie Ranunculaceen, Cistaceen und Verwandte, bisher in den Verwandtschaftsberührungen mit den Gamopetalen gar nicht erwähnt sind, dass sie also jedenfalls hinter den Calycifloren zu stehen haben, um die Verbindung dieser mit den monochlamydeischen Dikotylen zu vermitteln. Aber bekanntlich sind gewisse Monochlamydeen (Euphorbiaceen etc.) ebenfalls mit Calycifloren verwandt und müssen zwischen diese eingeschoben, von den typischen Apetalen aber getrennt gehalten werden, so schwierig in manchen einzelnen Fällen die Entscheidung über das eine oder das andere sein mag.

Glücklicherweise sind, wenn wir von dem Vorkommen einzelner corollenloser Gattungen oder Tribus in sonst regelmässig corollenführenden Klassen absehen (wie z. B. bei den Sanguisorbeen unter den Rosaceen), die meisten eng verbundenen dichlamydeischen Gruppen geschlossen, und nur wenige haben monochlamydeische oder dikline Ordnungen im Gefolge. So z. B. die Rutaceen im Anschluss an die diklinen *Terebinthinae* (Anacardiaceen etc.). Die Euphorbiaceen schliessen sich sogar, wenn wir die Stackhousiaceen als eine ausgeprägte dichlamydeische Ordnung ihres Typus betrachten, sonst nicht gerade direkt an andere Ordnungen an, kommen aber durch die Stackhousiaceen und durch ihre eigene Insertion und Ovarien an die Celastraceen mit Verwandten heran, welche selbst wiederum in den Insertionen mit den Rutaceen auf gleicher morphologischer Stufe stehen. Es ist daher möglich, unter dem Namen *Disciflorae diclini-apetalae* eine Division mit der Hauptordnung Euphorbiaceen (Klasse *Tricoccae)* einzuschalten, welche die hauptsächlichsten monochlamydeischen Gattungen mit hypogyner oder durch einen Discus vermittelten Insertion enthält. Eine viel kleinere Gruppe von Monochlamydeen wird durch die Thymelaeaceen und Elaeagnaceen dargestellt, welche beide ein hoch verwachsenes Kelchrohr besitzen und in diesem die Staminen inserirt tragen: diese sind den Calycifloren zuzugesellen, aber ihrer besonderen Eigenschaften wegen als eigene Division unter dem Namen *Calyciflorae apetalae;* unter den übrigen Monochlamydeen scheinen sich ihnen die Proteaceen so eng anzuschliessen, dass auch diese grosse Ordnung in ihre Division am natürlichsten gebracht wird. Die zu den Caryophyllinen gehörigen, oben weitläufiger besprochenen Ordnungen ohne Corolle bleiben natürlich mit den Dianthaceen vereinigt und theilen also deren Stellung.

Diejenigen Dichlamydeen, welche sich nun durch verwachsenen Kelch und auf diesem, gewöhnlich wo seine Zipfel frei werden, inserirte Petalen und Staminen auszeichnen, sollen als *Calyciflorae choripetalae* die erste, an die Gamopetalen sich anschliessende choripetale Division bilden, d. h. also die grossen Gruppen der Umbellaten, Myrtaceen, Leguminosen, Rosaceen, Saxifrageen und alle deren Verwandte; sie theilen sich zwar in solche mit unter- und mit ober-

ständigem Germen, aber dieser Unterschied lässt sich in dieser Division nicht zu einer nochmaligen scharfen Trennung benutzen, da z. B. bei Rosaceen und Saxifrageen allein schon beides gemischt vorkommt und auch sonst die Verwandtschaften sich nicht hiernach in erster Linie scheiden.

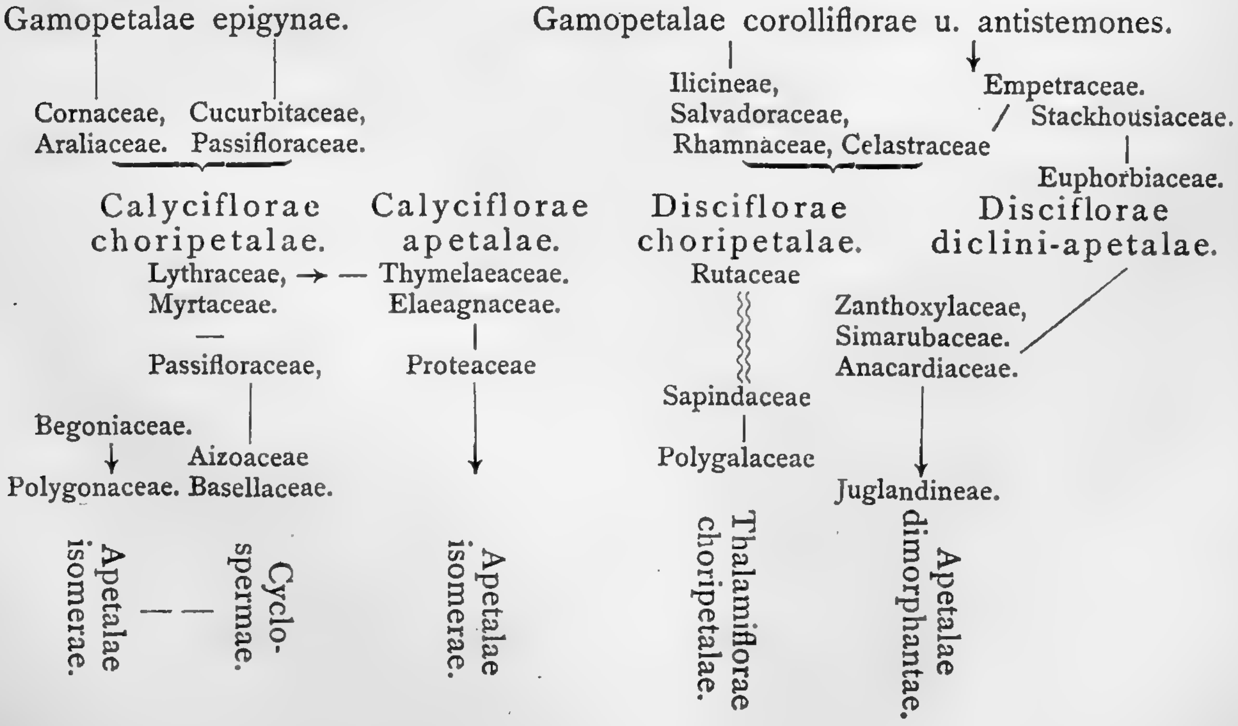
Während DE CANDOLLE hinsichtlich der Insertion bei den Choripetalen nur zwischen Thalamifloren und Calycifloren unterschieden hat, giebt es doch eine grosse Zahl von Ordnungen, welche weder das eine noch das andere sind; diese besitzen eine hypogyne Scheibe, einen Discus, mit dem übrigens meistens der Kelch selbst nicht in seiner ganzen Breite verwachsen ist, und auf diesem Discus stehen die Staminen, welche dadurch vielfach mindestens ebenso perigynisch inserirt erscheinen als gewisse Calycifloren. Diese Ordnungen haben auch BENTHAM und HOOKER in den *Genera plantarum* als Discifloren zusammengefasst, welchen Namen ich für eine neue Division annehme, ohne jedoch dieser alle von den genannten Autoren eingereihte Ordnungen zuzuzählen.

Während von mir ein Theil jener Ordnungen wegen der mangelnden Corolle sich enger an die *Disciflorae diclini-apetalae* anschliesst, müssen andere, besonders die Linaceen und Geraniaceen daraus entfernt und zu den Thalamifloren gebracht werden, unter denen sie ihren natürlichen Anschluss finden. — Die Euphorbiaceen stehen in dem genannten Werke unter den Monochlamydeen an einer weit entfernten Stelle.

Diese *Disciflorae choripetalae* umfassen daher als Hauptordnungen die Ilicineen, Celastraceen, Rhamneen, Sapindaceen, Rutaceen und deren Verwandte. Die Gruppe erscheint ziemlich natürlich, obgleich es sich fast von selbst versteht, dass zwischen echt calyciflorischer, disciflorischer und thalamiflorischer Insertion vielerlei Uebergänge stattfinden, durch welche grade die in der Mitte zwischen beiden stehenden Discifloren am meisten berührt werden.

Eine geringe Verwachsung der Kelchblätter unter einander ist bei vorhandenem Discus natürlich, und alsdann tritt auch leicht der Kelchboden als Träger der Staminen auf. Die Terminologie ist auch hierin gar nicht consequent gewesen. BARTLING z. B. hat in Untersuchungen über die Diosmeen diesen zunächst einen *discus hypogynus calyci adnatus* zugeschrieben und diese Insertion nicht als perigyn bezeichnet; später hat er die Bezeichnung »perigyn« dafür einführen zu müssen geglaubt. (BARTLING u. WENDL., Beiträge zur Botanik, II, pag. 187.)

Es treten also folgende Divisionen mit jedenfalls nicht ächt thalamiflorischer Insertion in Verbindung mit den Gamopetalen, deren wichtigste Anschlüsse hinzugefügt sind:



Die ferner stehenden Anschlüsse sind durch Pfeile bezeichnet, die näheren durch längere oder kürzere Striche.

Die Thalamifloren der Definition DE CANDOLLE's, aber nach Ausschluss der Discifloren, sind gewöhnlich nicht getheilt worden. Es scheint auch heute noch ebenso richtig, diese Ordnungen verbunden zu lassen, da sie sich sehr natürlich aneinanderreihen. Sie müssen aber von allen nicht dahin gehörigen Gruppen gereinigt werden, und während auf der einen Seite die Nelken (Sileneen, Alsineen etc.) wegen ihrer engen Zusammengehörigkeit mit den Amarantaceen, Chenopodiaceen etc. mit diesen eine auf den Ovar- und Samenbau gegründete eigene feste Division zu bilden haben (*Cyclospermae*, s. oben pag. 354—359), scheinen andererseits noch die Nymphaeaceen einer Sonderstellung bedürftig. In den *Ordines naturales* von BARTLING[1]) war unter dem Namen *Chlamydoblastae* eine Gruppe geschaffen, die sich auf Besonderheiten der Embryobildung gründete, besonders darauf, dass neben dem Endosperm im Embryosacke ein mehr oder weniger reichliches Perisperm ausserhalb desselben abgelagert wird, und also der Embryo selbst in einer Art von Amnionsack eingebettet liegt. Diese Abtheilung war merkwürdig zusammengesetzt; sie enthielt die damals noch ihrem Embryo nach unbekannten Taccaceen von den Monokotylen, die Piperaceen, die jetzt ihre Stelle neben den Urticaceen in den dikotylen Apetalen erhalten, eine Reihe jener merkwürdigen, grossentheils parasitischen Gewächse, die nirgends einen deutlichen systematischen Anschluss zeigen (Balanophoreen, Asarineen etc.), und endlich die Nymphaeaceen, Cabombeen, Nelumbieen. Diese drei letzten sind gewöhnlich unter die ächten Thalamifloren, und zwar dort neben die Papaveraceen gesetzt, weil sie mit den Ranunculaceen in der spiroidischen Anordnung von Corolle und Andröceum, mit den Papaveraceen einigermassen im Kapselbau übereinstimmen. Allein, auch wenn man auf den Samenbau der Nymphaeaceen kein zu grosses Gewicht legen wollte, so zeigen sie doch Abweichungen von der thalamiflorischen Insertion, die eine Verbindung mit den genannten anderen Ordnungen unrathsam erscheinen lassen. Unterständiges Germen darf eigentlich in den Thalamifloren nicht vorkommen, da es dem Sinne dieser Insertion widerspricht; es ist aber unterständig in *Victoria* und *Euryale*, und bei den übrigen auch in den Torus theilweise tief eingesenkt, dagegen ganz frei von demselben und wie ein verkehrter Kegel aus dünner Basis breit aufsteigend in *Nelumbium*. Die merkwürdige, tropisch-asiatische Gattung *Barclaya*[2]) zeigt den Kelch zwar unterständig, aber die Corolle gamopetal (!) mit auf ihr inserirtem Staminalcyklus (!) an das Germen angewachsen und dadurch oberständig. Es ist nicht eine einzige andere thalamiflorische Ordnung mit solchen Abweichungen bekannt, und die genannten Gattungen erinnern vielmehr an Calycifloren, etwa an Cacteen, oder an Passifloren hinsichtlich ihrer Insertionen. Die Nymphaeaceen sollen daher hier als eine besondere kleine Gruppe auftreten, die vielleicht nicht mit Unrecht zu einer besonderen Division erhoben wird und den BARTLING'schen Namen *Chlamydoblastae* weiter führen mag.

Dieser Division mag denn auch als Anhang, nicht als ein zum gleichen Verwandtschaftskreise selbst zugehöriger Bestandtheil, jene merkwürdige Gruppe von Ordnungen beigesellt werden, die nur in den Aristolochiaceen autotroph, in den übrigen (Balanophoreen, Santalaceen, Loranthaceen) aber parasitisch entwickelt sind. Von den Loranthaceen ist schon oben die Rede gewesen (s. pag. 304)

---

1) Seite 77, Abtheilg. I.

2) Nach den Abbildungen HOOKER's in den Transactions of Linn. Soc., Bd. XXIII, Taf. 21.

und ihre eigenthümliche Embryosackentwicklung kurz besprochen, durch welche sie nothgedrungen mit den Santalaceen, nicht wie es im System DE CANDOLLE's geschehen ist mit den Cornaceen — Caprifoliaceen, vereinigt werden müssen. EICHLER hat dieser Anhangsgruppe den Namen *Hysterophyta* gegeben, und unter dieser Bezeichnung treibt sie sich nun am Ende oder am Choripetalen-Schluss des dikotylen Systems umher. Die ihr hier gegebene Stellung ist auch nicht die einer verwandtschaftlichen Analogie, aber erscheint doch in der Mitte zwischen Calycifloren, den damit zusammenhängenden Monochlamydeen und Thalamifloren an die Chlamydoblasten angehängt einigermassen passend.

Die thalamiflorischen Divisionen stellen sich also mit ihren wichtigsten Anschlüssen so dar:

Calyciflorae (Cactaceae, Mesembryaceae.)	Calyciflorae	Disciflorae. Aesculi
|	↑	|
Aizoaceae, Nyctagineae.	Barclaya, Victoria, Euryale.	Polygaloideae.
Cyclospermae	Chlamydoblastae	Thalamiflorae choripetalae.
Chenopodiaceae, Amarantaceae.	{Anhang: Hysterophyta}	Magnoliaceae, Ranunculaceae.
|		|
Celtideae Urticaceae, Polygonaceae.		Monimiaceae, Myristicaceae, Lauraceae.
Apetalae isomerae.		Apetaleae isomerae.

Es bleiben nun noch diejenigen mono- oder achlamydeischen Ordnungen übrig, in deren Blüthen kein Abortus der einst vorhanden gewesenen Corolle anzunehmen ist, welche also die einfacheren Ausgangspunkte der phylogenetischen Reihen in der Theorie vorstellen und, soweit als bekannt, auch zu den ältesten dikotylen Erscheinungen im Vegetationsbilde der Erde gehören, nach allem was man aus den unvollkommen erhaltenen fossilen Resten schliessen kann. — Die unterste Stufe derselben, welche den Gymnospermen in ihrer Organisation verhältnissmässig am nächsten steht, sollen der oben (pag. 348) gemachten Auseinandersetzung gemäss die *Dimorphantae* einnehmen, die obere Stufe solche Blüthen, welche im festen Aufbau der einzelnen Cyklen mit Ausschluss der Corolle besonders an die den Choripetalen zugewiesenen Ordnungen monochlamydeischer Blüthen erinnern. Diese obere Stufe, die *Apetalae isomerae*, nehmen (nach Ausschluss der Proteaceen, welche zu den apetalen Calycifloren gestellt worden sind) die Lauraceen, Myristicaceen, Monimiaceen als Verwandte der polykarpischen Thalamifloren (Ranunculaceen etc.) ein; ausserdem die Polygoneen, welche man wohl an die Caryophyllinen hat anschliessen wollen, mit denen sie jedoch gerade das für jene Charakteristische, den campylotropen Samenbau, nicht theilen, ebensowenig wie die Eriogoneen. Die Urticaceen endlich bilden die letzte Ordnung, in der ein cyklisch geordnetes Perianth Regel ist; dieser schliessen sich noch die Piperaceen mit nackten, aber meistens monoklinen Blüthen an und vermitteln den Uebergang zu der niederen Stufe der Kätzchenblüthler, welche als Division *Dimorphantae diclines* heissen mögen. Von deren Beziehungen zu den oberen Stufen ist wenig Sicheres bekannt geworden; die Juglandeen hält man vielfach für Verwandte der *Terebinthinae* unter den diklinen und choripetalen Calycifloren; die Salicineen hat man ihres Ovarbaues wegen für Verwandte der

Tamariscineen erklärt, und es lässt sich ja auch wenigstens behaupten, dass sie von den übrigen Kätzchenbäumen erheblich abweichen. Andere Beziehungen sind noch dunkler. — Nach unten hin scheint mir der Kätzchenblüthenstand eine wichtige phylogenetische Beziehung zu den Gymnospermen anzudeuten, deren Zapfen bekanntlich eine einzelne Blüthe darstellen; wenn die Kätzchen als »Blüthenstände« so entstanden gedacht werden können, dass an Stelle der einzelnen, spiralig angeordneten Blätter in der gymnospermen Zapfenblüthe später Sexualorgane in den Achseln eben dieser Blätter als secundäre Achsen hervorsprossten, so zeigt dies den Weg der angiospermen Blüthenentwicklung und lässt viele Eigenthümlichkeiten der Kätzchenbäume, selbst biologische Aehnlichkeiten mit den Coniferen erklärlich erscheinen. — Die Anschlüsse der beiden untersten Divisionen sind also folgende:

Cyclospermae. — Choripetalae thalamiflorae. — Calyciflorae diclines.

Caryophyllinae apetalae. ↑ Polygoneae, Urticaceae.
Polycarpicae | Myristicaceae, Monimiaceae.
Tamariscineae. ↑ Salicineae
Terebinthinae. ↑ Juglandineae.

Apetalae isomerae — Piperaceae — Dimorphantae diclines.

Cupuliferae, Betulaceae.
↓
Gnetaceae. Coniferae.
Gymnospermae.

Da im Vorhergehenden schon die wichtigste Literatur für die Entwicklung des Dikotylensystems genannt und die verschiedenen Ansichten über die Abgrenzung der Hauptgruppen angeführt worden sind, ist hier eine nochmalige Gesammtübersicht unnöthig.

3. Die hauptsächlichsten Blüthen- und Frucht-Charaktere der Klassen und Ordnungen in den Dicotyledonen.

Vorbemerkung. Wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich, kommen im System der Dikotylen insofern grössere Schwankungen als in dem der Monokotylen vor, als bei vielen Ordnungen einzelne Abweichungen besonders im Perianth durch Unterdrückung der Corolle etc. stattfinden. Es ist daher, wenn Genauigkeit erreicht werden soll, eine noch ausführlichere Charakterisirung für den Vergleich der einzelnen Ordnungen nöthig als bei den Monokotylen. Da hier die grosse Zahl der Ordnungen ein genaues Eingehen verbietet, so soll versucht werden, auf mehr diagnostischem Wege — an Stelle der vergleichenden Charakterisirung — nur durch Hervorhebung der wichtigsten trennenden Charaktere die Ordnungen zu erläutern. Kleinere Ausnahmen bleiben darin unberücksichtigt und es wird nur der »Typus« gekennzeichnet. —

Eine kleine Zahl von Ordnungen, z. B. die Podostemaceen, entbehren überhaupt eines sicheren Anschlusses, bei anderen kann man zweifelhaft sein, in welcher von zwei Divisionen sie am besten untergebracht werden. In diesen Fällen wird statt längerer Besprechung nur ein ? gesetzt, die fortlaufende Numerirung aber dennoch beibehalten.

Die von der gewöhnlichen Bezeichnung abweichenden Ordnungsnamen sind in der Regel LINDLEY's Vegetable Kingdom entlehnt.

Erste Reihe: Dichlamydeae gamopetalae et choripetalae, incl. Monochlamydeae choripetalis affines.

Divisio A. Gamopetalae epigynae.

Perianth dicyklisch, beide Cyklen verwachsen 4- oder 5-gliedrig, aktinomorph oder zygomorph, der Kelch mit den Ovarien zu einem scharf unterständigen Germen verwachsen und oberhalb desselben

wenig entwickelt. Andröceum monocyklisch isomer, in der Corolle inserirt oder frei von ihr epigynisch, getrennt oder häufig unter sich mit den Antheren verwachsen, mit den Petalen in Alternanz. Ovarien (2) bis (5) synkarp, das unterständige Germen nicht selten durch innige Verschmelzung der Ovarien zu einer einzelnen Fruchtknotenhöhlung nur eine einzelne Samenknospe enthaltend, oder vielsamig mit centraler Placentation.

Diese Division zerfällt nach der Staminalinsertion in zwei Unterdivisionen:

a) Staminen epipetal (in der Corolle inserirt): Klasse I—III.

b) Staminen mit der Corolle zusammen auf einem epigynen Discus inserirt: Klasse IV.

Klasse I: **Compositae.** Blüthen zu 1—∞ vereinigt zu besonderen, durch ein Hochblatt-Involucrum umhüllten Blüthenständen (Köpfchen) und in diesen sitzend. Kelch über dem unterständigen, eine einzige anatrope Samenknospe enthaltenden Germen unterdrückt, in kleinen Blättchen, Borsten oder Haaren entwickelt (Pappus) oder ganz fehlend. Corolle mit klappiger Präfloration. Antheren der mit zarten Filamenten in dem Corollentubus inserirten Staminen fast immer zu einer Röhre verwachsen (»*Synanthereae*«, Ausnahme Ordnung 3, 4 theilweise). Einsamige Achänien mit geradem Embryo ohne Endosperm.

Diese gewöhnlich nur als einzelne Ordnung aufgefasste grösste Gruppe des Pflanzenreichs scheint sich besser in zwei grössere und zwei kleinere Ordnungen aufzulösen und als Klasse dargestellt zu werden, wie es in BARTLING's »*Ordines naturales*« pag. 120 geschah; die 2. Ordnung umfasst die bei weitem grösste Hauptmasse der Compositen.

1. Lactucaceae. Corolle durch einseitige Schlitzung zygomorph, über dem Tubus in eine fünfzähnige Zunge auslaufend mit den Hauptnerven zwischen den Zähnen. Antheren röhrig verwachsen. Stylus in 2 Stigmen auslaufend; eine aufrechte Samenknospe im Germen. [Kräuter mit Milchsaft. (Siehe Fig. 34.)].

2. Asteraceae. Corolle aktinomorph oder zweilippig, im letzteren Falle mit 3 die Ober- und zwei die Unterlippe bildenden Zähnen, wenn nicht die Unterlippe verkümmert; Hauptnerven zwischen den Zähnen. Antheren, Stylus, Samenknospe wie bei Ordnung 1. (Kräuter oder Holzgewächse ohne Milchsaft).

3. Ambrosiaceae. Blüthen diklin, die ♂ in Köpfchen ∞, die ♀ zu 1—2, meist apetal! Antheren von einander getrennt. Stylus in 2 Stigmen auslaufend; eine aufrechte Samenknospe im Germen; Achänien im Involucrum eingeschlossen. (Kräuter).

4. Calyceraceae. Blüthen mono- oder diklin. Corolle aktinomorph, die Hauptnerven in die Spitzen der Zähne, je 2 Nebennerven zwischen denselben verlaufend. Staminen an ihrer Insertion in der Corolle mit den Filamenten ver-

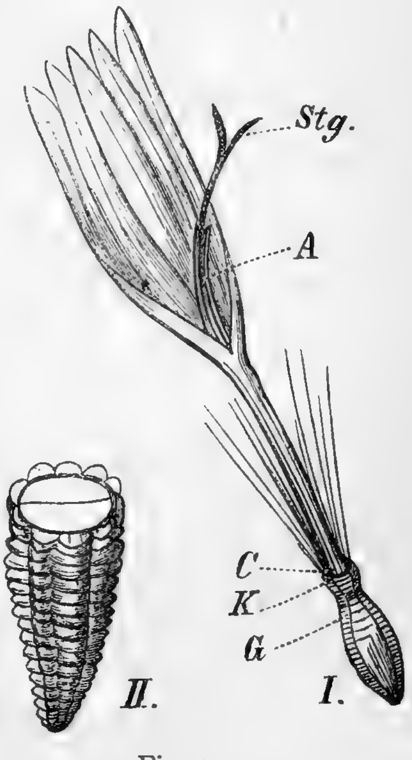


Fig. 34. (B. 532.)
Urospermum-Blüthe (I) u. Frucht (II), letztere im Querschnitt die beiden Kotyledonen des den Samen ganz ausfüllenden grossen Embryos zeigend; G Germen, K Kelchrand mit dem Pappus, C Insertion der Corolle, A Antherenrohr, Stg die beiden Stigmen.

wachsen. Stylus mit terminalem Stigma; eine hängende Samenknospe im Germen (Kräuter).

Klasse II: **Aggregatae.** Blüthen zygomorph, zu besonderen, durch ein Hochblatt-Involucrum umhüllten Blüthenständen vereinigt, oder einzeln gestielt. Kelch unterdrückt, über dem unterständigen, eine einzige hängende anatrope Samenknospe enthaltenden Germen in Blättchen, Borsten oder Federpappus entwickelt. Corolle mit sich deckender Präfloration. Staminen in dem Corollentubus inserirt, heteromer durch Abortus eines oder mehrerer Glieder; ihre Antheren von einander frei. Einsamige Achänien mit geradem Embryo. Blätter gegenständig.

5. Dipsaceae. Blüthen meistens zu Kopf-Inflorescenzen vereinigt, einzeln von einer verwachsenen Hülle (»Aussenkelch« aus Vorblättern gebildet) umgeben. Corolle zweilippig C(2:3). Staminen durch Abortus des hinteren nur vier, A0:2:2. Endosperm meist reichlich im Samen (Kräuter).

6. Valerianaceae. Blühen zu lockern, gedrängten Inflorescenzen vereinigt, ohne Hülle. Corolle stark oder schwach zygomorph, nicht selten gespornt. Staminen durch Abortus 1—3, selten 4. Germen aus drei Ovarien gebildet, von denen nur eins fruchtbar (Uebergang zu der nächsten Klasse!). Samen ohne Endosperm (Kräuter, selten Halbsträucher).

Klasse III: **Caprifolia.** Blüthen sitzend oder gestielt in arm- oder reichblüthigen Inflorescenzen, hüllenlos, aktinomorph oder schwach zygomorph. Kelch über dem unterständigen Germen mit kleinen grünen Zähnen; Germen zwei—fünffächerig mit 2—∞ anatropen Samenknospen, zu mehrsamigen, nur durch Abortus höchst selten einsamigen Früchten auswachsend. Staminen in dem Corollentubus inserirt, der Corolle isomer (Ausnahme: *Linnaea)*, frei von einander. Same mit Endosperm. Blätter gegenständig.

7. Loniceraceae. *(Caprifoliaceae* Aut.) Blüthen schwach zygomorph oder aktinomorph, pentamer. Corollenlimbus mit deckender Präfloration. G $(\overline{3})$ bis $(\overline{5})$ zu mehrfächerigen Beeren oder Steinfrüchten reifend; Embryo gerade (Sträucher oder Halbsträucher).

8. Rubiaceae. Blüthen aktinomorph, tetra- oder pentamer. Corolle mit klappiger Präfloration. G $(\overline{2})$ zu 2—∞ samigen Beeren, Steinfrüchten oder Kapseln reifend; Embryo gerade oder gekrümmt (Bäume, Sträucher, Kräuter in reicher Mannigfaltigkeit).

Klasse IV: **Lobelioideae.** Blüthen einzeln in Deckblattachseln, oft gehäuft, aktinomorph oder zygomorph. Kelch über dem unterständigen Germen in grüne Zipfel auslaufend. Corolle mit dem Andröceum auf einem das Germen krönenden Discus inserirt; Filamente ganz frei von der Corolle oder mit dieser nur am Insertionsgrunde zusammenhängend. Germen zwei—fünffächerig mit zahlreichen anatropen Samenknospen an centralen Placenten; Same mit Endosperm. Blätter zerstreut.

Eine Ausnahme von einer grossen Zahl dieser Charaktere machen die Brunoniaceen, welche durch ihre hypogyne Staminalinsertion zu der folgenden Abtheilung überleiten. Uebrigens können sie, die andere Autoren nur als anomale Goodeniaceen ansehen, unmöglich von dieser Klasse getrennt werden, und stellen gewissermaassen das Entwicklungsstadium einer zwischen Compositen und Lobelioideen die Mitte haltenden Pflanzengruppe dar. — Die erste Ordnung hat nahe Beziehungen zu den oft gleichfalls gamopetalen Cucurbitaceen.

9. Campanulaceae. Blüthen aktinomorph: K(5) C(5) A5 G $(\overline{2})$—$(\overline{5})$, auch 3—8-gliedrig gebaut. Corolle mit klappiger Präfloration. Staminen

meist mit verbreitertem Grunde eingefügt und mit freien Antheren. Mehrfächerige Kapselfrucht (Kräuter oder Halbsträucher mit Milchsaft).

10. Lobeliaceae. Blüthen zygomorph: K(5) C(5) A(5) G($\overline{2}$)—($\overline{3}$) durch Resupination umgedreht. Corolle mit klappiger Präfloration. Staminen auf einem Ringe mit der Corolle inserirt, mit verwachsenen Antheren. Germen vollständig oder unvollständig gefächert, zu Kapsel- seltener Beerenfrüchten heranreifend, mit freiem Stylus (Kräuter, Sträucher, Bäume mit Milchsaft).

11. Stylidiaceae. Blüthen zygomorph: K(3:2) C(4:1) $\underbrace{\text{A(2) G}}$($\overline{2}$) Corolle mit deckender Präfloration, das vordere (durch Drehung seitlich fallende) Segment klein, von den vier übrigen sehr verschieden. Die zwei Staminen mit dem Stylus in ihrer ganzen Länge verwachsen und dadurch ein langes oft gebogenes Gynostemium bildend (Kräuter oder Halbsträucher ohne Milchsaft).

12. Goodeniaceae. Blüthen zygomorph: K(5) (C5) A5 G-(2)- Corolle mit induplicirter Präfloration, meist zweilippig. Andröceum isomer mit der Corolle, frei vom Stylus, welcher durch Verwachsung mit dem Discus um das Stigma ein »Indusium« bildet. Germen unterständig, aber häufig vom Kelche halb oder ganz frei und nur hinsichtlich der Corolle unterständig, vollständig oder unvollständig gefächert. (Kräuter, seltner Halbsträucher, ohne Milchsaft).

---

13. Brunoniaceae. Blüthen in kopfartigen Infloreszenzen aktinomorph. K(5) mit langen, federigen Spitzen; C(5) fast aktinomorph, hypogyn. Andröceum aus 5 hypogyn inserirten und von der Corolle freien Staminen, mit verwachsenen Antheren. Germen oberständig, einfächerig mit einer aufrechten anatropen Samenknospe; Stigma mit Indusium. Same ohne Endosperm (Kräuter ohne Milchsaft).

Divisio B. Gamopetalae corolliflorae.

Perianth dicyklisch 4- oder 5-gliedrig, aktino- oder zygomorph; Kelch gamosepal oder freiblättrig vom Germen frei; Corolle gamopetal mit sich deckender, klappiger oder gedrehter Präfloration des Limbus. Andröceum monocyklisch (in seltenen Fällen mit Andeutung eines zweiten staminodialen Cyklus), der Corolle isomer oder heteromer und mit ihr in Alternanz, in dem Tubus der Corolle inserirt mit unter sich freien Filamenten und Antheren (Ausnahme: *Asclepiadeae*). Ovarien am häufigsten (2), seltener (3) oder (4), zuweilen nach der Befruchtung oder schon vorher apokarp, mit 2—∞ (und nur ausnahmsweise durch Abortus 1) Samenknospen; Placentation central oder parietal.

Diese Division bildet nach den gleichen oder ungleichen Zahlenverhältnissen von Petalen und Staminen drei Gruppen:

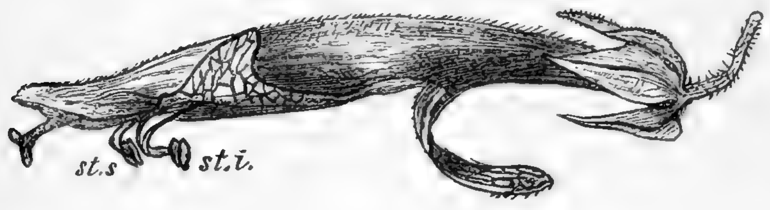
a) Blüthen (↓) mit Heteromerie von Corolle und Andröceum durch Abortus von 1—3 Gliedern in letzterem: Klasse V und VI.
b) Blüthen ⊕ mit Isomerie in Corolle und Andröceum: Klasse VII und VIII.
c) Blüthen ⊕ mit trotzdem stattfindender Heteromerie in Corolle und Andröceum: Klasse IX.

Endlich schliesst eine einzelne, durch trockenhäutige Corolle anomale und nach vielfältigen Meinungen zu den Plumbagineen in der Division C überleitende Ordnung diese Division, nämlich die Plantagineen, auf welche eine

besondere Klasse nicht gut begründet werden kann; diese ist daher als Anhang hingestellt.

Klasse V: **Personatae.** (Endl., Enchir. bot. pag. 337). — Blüthen zygomorph. Kelch gamosepal oder freiblättrig; Corolle zweilippig nach $C(2:3)$ oder $C(2+2:1)$ mit ab- oder aufsteigend sich deckender Präfloration. Andröceum didynamisch nach $A\,o:2:2$, seltener mit staminodial entwickeltem hinteren Gliede oder mit nur 2 fruchtbaren Gliedern. Ovarien $G\,(\underline{2})$, (höchst selten $G\,(\overline{2})$ als Uebergang zur ersten Division) ein- oder zweifächerig mit meistens ∞, seltener mit fachweise 2—wenigen über einander befestigten anatropen Samenknospen.

? 14. Columelliaceae. Corolle wenig zygomorph epigyn 5-theilig; Staminen zwei zwischen den 2 oberen und den 3 unteren Petalen inserirt mit kurzen Filamenten und gebogenen Antherenfächern. Germen unterständig zweifächerig mit zwei seitlich (nicht median) gerichteten vielsamigen Fächern; Kapsel septicid zweiklappig, Samen ∞, reich an Endosperm (Bäume mit gegenständigen Blättern).



(B. 533.) Fig. 35.
Columnea Schiedeana, Blüthe von der Seite gesehen; Oberlippe aus 4, Unterlippe aus nur 1 Zipfel der Corolle gebildet; st. s. die oberen, st. i. die unteren Staminen.

15. Gesneraceae. Corolle stark zygomorph, auf einem fleischigen Ringe zwischen Ovarien und Kelch inserirt. Staminen 4, oft mit staminodialen fünftem Gliede oder 2. Germen mehr oder weniger mit dem Kelchrohr verwachsen, zuweilen unterständig, einfächerig mit zwei seitlich stehenden vielsamigen Placenten. Kapselfrüchte oder Beeren; Samen mit oder ohne Endosperm (Kräuter). (S. Fig. 35).

Bemerkung. Durch Aneinanderstossen der verlängerten Placenten entsteht im Germen nicht selten eine unvollständige Zweifächerung, welche von der durch völlige Verwachsung der Placenten entstandenen Fächerung zu unterscheiden ist.

16. Bignoniaceae. Corolle hypogyn mit absteigender Deckung. Staminen [1]:2:2; meistens vier, seltener zwei fruchtbar. Germen vom Kelche frei, oberständig, am Grunde von einem drüsigen Ringe umgeben, durch Verwachsung der Placenten fast immer in zwei median gestellte Fächer mit an die Scheidewand angewachsenen Doppelreihen der Samenknospen getheilt, seltener einfächerig wie in Ordnung 15. Vielsamige in zwei Klappen zerfallende Kapsel mit geflügelten Samen ohne Endosperm. (Bäume und Sträucher, viele windend, selten ♃).

17. Utriculariaceae. Kelch zweilippig; Corolle gespornt mit geschlossenem Schlunde. Staminen 2, in der Corolle eingeschlossen. Germen oberständig, einfächerig mit kugeliger, frei im Innern aufsteigender Centralplacente. Samen ∞ ohne Endosperm, in zweiklappiger Kapsel. (Kräuter mit abwechselnden Blättern).

18. Orobanchaceae. Kelch röhrig oder zweispaltig; Corolle mit aufsteigender Deckung, welk stehen bleibend. Staminen 4. Germen einfächerig mit ∞ Samenknospen an 4 oder 2 parietalen Placentarstreifen. Samen klein mit winzigem Embryo ohne Kotyledonen und öligem Endosperm. (Kräuter, chlorophylllose Wurzelparasiten).

19. Scrophulariaceae. Kelch freiblättrig oder verwachsen; Corolle mit absteigender (Salpiglossideen, Antirrhineen) oder aufsteigender (Rhinantheen) Deckung, in wechselnden zygomorphen Formen. Staminen didynamisch nach A0:2:2, seltener A0:2:0. Germen frei vom Kelch, zweifächerig mit median gestellten Fächern, ∞ Samenknospen an 2 central gestellten Placenten. Samen mit geradem Embryo in starkem Endosperm. (Kräuter, seltener Sträucher und Bäume).

20. Sesamaceae. Kelch fünfspaltig; Corolle mit deckender oder fast klappiger Präfloration. Fruchtbare Staminen didynamisch nach A[1]:2:2, das obere staminodial. Germen frei vom Kelch auf drüsigem Discus ein- oder zwei- oder vierfächerig je nach der Verwachsung der Placenten; Samenknospen zu zwei oder zweireihig übereinander gestellt. Kapseln mit verhärtetem Endocarp; Samen ohne Endosperm. (Kräuter).

21. Acanthaceae. Kelch meist zweilippig und bis zum Grunde getheilt; Corolle mit absteigender Deckung. Staminen didynamisch nach A0:2:2, oder zwei. Germen frei vom Kelch durch vollkommene Scheidewand zweifächerig, in jedem Fache 2 oder wenige über einander, von hakigen Fortsätzen der Placenta gestützte ana- oder hemianatrope Samenknospen. Zweifächerige, elastisch aufspringende Kapsel; Samen ohne Endosperm. (Sträucher, Halbsträucher, Kräuter).

Klasse VI: **Labiatae.** (*Nuculiferae* Endl., Enchir. bot. pag. 305, excl. Boragineae). — Blüthen zygomorph. Kelch gamosepal; Corolle zweilippig nach C(2:3) seltener C(2 + 2:1) mit fast immer absteigender Deckung des Limbus. Andröceum didynamisch nach A0:2:2, zuweilen das hintere Glied staminodial entwickelt, oder nur zwei Glieder fruchtbar. Germen frei vom Kelch; Ovarien $G(\overline{2})$ mit vollständig durch Längsscheidewand getrenntem vorderen und hinteren Fach, in jedem Fach nur je eine oder je zwei nebeneinander gestellte anatrope Samenknospen; (Ausnahme: Germen einfächerig, Samenknospe 1: *Globularinae* unter Ordnung 22).

22. Selagineae. Blüthen in trauben-, ähren- oder kopfförmigen Inflorescenzen. Germen ein- oder zweifächerig mit je einer hängenden Samenknospe in dem Fach. Embryo gerade, mitten im Endosperm liegend, seine Radicula in den Achänen nach oben gewendet. (Kräuter oder Halbsträucher mit zerstreuten Blättern).

Unterordnungen, von anderen Autoren als eigene Ordnungen aufgefasst:

1. *Selaginae:* Germen zweifächerig; Frucht in zwei Achänen zerfallend.
2. *Globularinae:* Germen einfächerig; Frucht ein einsamiges Achän.

23. Myoporaceae. Blüthen meist einzeln achselständig. Germen zweifächerig, seltener jedes der beiden Fächer noch einmal durch eine unvollständige Scheidewand secundär gefächert, in jedem Fach zwei collaterale hängende Samenknospen (ausnahmsweise 4—8 paarweise über einander hängend, als Uebergang zu Klasse V). Embryo gerade in sehr wenig oder verschwindendem Endosperm, mit nach oben gerichteter Radicula. (Sträucher und Halbsträucher mit meistens zerstreuten, drüsigen Blättern).

24. Verbenaceae. Blüthen in Aehren, Dolden, Trauben oder achselständigen Cymen (Dichasien). Germen äusserlich ungetheilt, 2—4 fächerig, in jedem Fach eine einzelne oder zwei collaterale, aufrechte oder aufsteigende Samenknospen, zwischen welchen vielfach eine falsche (median gestellte) Scheidewand das Fach durchsetzt. Embryo gerade, ohne Endosperm oder mit wenig

E. das Fach der beeren- oder steinkernartigen Frucht ausfüllend, seine Radicula nach unten gewendet. (Holzpflanzen oder Kräuter mit gegenständigen Blättern.)

25. Salviaceae. *(Labiatae, Lamiaceae* der Autoren). Blüthen in achselständigen, 1—∞ blüthigen Cymen (Dichasien, Verticillastren) zu grösseren Blüthenständen (Thyrsus) vereinigt. Germen in jedem, zwei aufrechte Samenknospen enthaltenden Fache durch eine median gestellte Scheidewand getheilt, zwischen diesen 4 Wänden um die Samenknospen herum auch äusserlich vierlappig, mit einem unten aus dem Centrum dieser vier Fächer hervorkommenden Stylus. Embryo gerade oder wenig gekrümmt, ohne Endosperm das einzelne Achän füllend, seine Radicula nach unten gewendet. (Kräuter, Halbsträucher, Sträucher mit gegenständigen Blättern).

Klasse VII: **Rotatae.** *(Tubiflorae* Bartl., Ordin. natur. p. 187—198). Blüthen aktinomorph, ausnahmsweise in der Ausbildung des Perianths zygomorph, fast stets pentamer. Kelch gamo-oder chorisepal; Corolle rad-, teller-, trichter- oder glockenförmig, oft mit gefalteter Präfloration und sich deckenden oder gedrehten Limbussegmenten. Andröceum der Corolle isomer, aus einem in allen Gliedern fruchtbaren Cyklus, mit dem Limbus der Corolle in Alternanz. Germen aus (2), seltener 3—5 völlig synkarpen Ovarien mit an centraler Säule befestigten hemitropen oder anatropen Samenknospen und gemeinsamem Stylus. Embryo gerade, gekrümmt oder eingerollt. Blätter fast stets zerstreut.

Bei den Hydrophyllaceen ist parietale Placentation, wodurch diese Klasse der folgenden, z. B. der Ordnung Gentianeen, genähert wird; bei der Unterabtheilung Hydroleen jener Ordnung, und bei den Dichondreen aus der Ordnung Convolvulaceen, sind sogar mehrere getrennte Stylen vorhanden, so dass auch dieser Unterschied gegen die folgende Klasse ebenso wenig wie die Präfloration der Corolle durchgreift. Dennoch, wie schon Bartling als Schöpfer dieser Klasse hervorgehoben hat, erscheint sie als Mittelklasse zwischen den Personaten und Labiaten einer — und den Contorten andererseits nicht nur systematisch nöthig, sondern auch mit einer gewissen Natürlichkeit; an die Personaten schliesst sie sich durch die Solanaceen, besonders Trib. Cestreen, sehr eng an, weniger eng durch die Boragineen mit ihrer den Salviaceen sehr ähnlichen Fruchtbildung an die Labiaten.

26. Boragineae *(Asperifoliae* vieler Autoren). Corolle häufig am Schlunde mit Schwielen, Haaren, Schüppchen oder im Innern mit staminodialen Fäden versehen. Ovarien (2), durch secundäre Scheidewandbildung je in zwei, eine einzige central befestigte Samenknospe enthaltende Fächer zerfallend, welche auf centraler Stylus-Säule angeheftet stehen. Frucht aus vier, oft paarweise zusammenhängenden Achänen (Nuculi) zusammengesetzt; Embryo gerade; Endosperm gering oder fehlend. (Kräuter, Halbsträucher, Bäume).

27. Hydrophyllaceae. Corolle mit freiem Schlunde oder mit antipetalen Schuppen; Ovarien (2), Germen einfächerig oder unvollkommen zweifächerig mit zwei rechts und links von der Medianlinie stehenden parietalen Placenten, in Unterordnung 2. zweifächerig; wenige oder zahlreiche hemitrope Samenknospen. Embryo gerade im Endosperm liegend. (Kräuter).

Unterordnungen, vielfach als eigene Ordnungen geltend:

1. *Hydrophyllinae:* Placenten parietal; Stylus 1, oben in 2 Stigmen auslaufend.
2. *Hydrolinae:* Placenten central; Stylen 2, bis zum Germen getrennt.

28. Polemoniaceae. Corolle mit gedrehter Präfloration des Limbus, im Schlunde nackt. Ovarien (3), ein dreifächeriges Germen mit je 2—∞ hemitropen Samenknospen in den Winkeln der Fächer bildend. Embryo gerade in

der Achse des Endosperms; Nabel der Samen oft in der Mitte von der Radicula entfernt. (Kräuter, selten Halbsträucher.)

29. Convolvulaceae. Corolle mit gefaltet-gedrehter Präfloration des Limbus, im Schlunde nackt, (in der Unterordnung *Dichondrinae* mit klappiger Präfloration). Ovarien (2), seltener (3) bis (5) mit einer der Zahl der Ovarien entsprechenden Fachzahl, einem einzigen oder zwei bis zum Grunde getrennten Stylen *(Dichondrinae)*; Samenknospen in der Regel 2 (seltener 1—4) in jedem Fach, anatrop. Embryo gekrümmt mit gefalteten Kotyledonen im Endosperm. (Kräuter oder Holzpflanzen, oft windend.)

30. Nolanaceae. Corolle mit gefaltet-gedrehter Präfloration. Germen fünflappig, aus meistens 5 Ovarien mit je einer (2—4?) Samenknospen bestehend, central an eine aus gemeinsamem Grunde aufsteigende Stylus-Säule angeheftet. Langgestreckter, spiral- oder ringförmig eingerollter Embryo im Endosperm. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

Kleine Ordnung, welche wegen des Embryos den Convolvulaceen oder Solanaceen, aber wegen der Styleninsertion auf mehrlappigem Germen mit nussartig auswachsenden einzelnen Carpellen den Boragineen verwandt ist.

31. Solanaceae. Corolle mit gefalteter, gedrehter, induplicirter oder einfach gedeckter Präfloration, im Schlunde nackt. Ovarien (2), ein vollständig zwei- oder durch falsche Scheidewandbildung vierfächeriges Germen bildend, mit ∞ amphitropen oder fast anatropen Samenknospen an den Centralplacenten jedes Faches. Frucht eine Kapsel oder Beere; Samen mit Endosperm.

Unterordnungen nach der wechselnden Form des Embryos:

1. *Solaninae:* Embryo gekrümmt oder ringförmig gebogen.
2. *Cestrinae:* Embryo gerade. — Anschluss an die Tribus Verbasceen der Scrophulariaceen.

Klasse VIII: **Contortae.** (Bartl., Ordin. nat. plant., pag. 198). Blüthen aktinomorph, meistens pentamer. Kelch meist bis zum Grunde getheilt; Corolle lang röhren-, teller- oder trichterförmig mit fast immer gedrehter Präfloration des Limbus. Andröceum der Corolle isomer, aus einem in allen Gliedern fruchtbaren alternirenden Cyklus. Germen aus zwei, von einander im Fruchtzustande oder schon in der Blüthe freien (apokarpen) Ovarien, oder verwachsen aber mit bis zum Germen getrennten Stylen und parietalen Placenten, selten mehrfächerig mit einheitlichem Stylus: *Loganiaceae.* Embryo niemals gekrümmt oder eingerollt. Blätter gegenständig.

32. Gentianaceae. Staminen von einander frei, einzeln im Corollentubus inserirt. Germen synkarp, einfächerig mit parietaler Placentation, seltener durch Zusammenstossen der Dissepimente unvollkommen zweifächerig mit vier Placenten, jedes Ovar in einen kurzen mit dem andern zusammenhängenden Stylus auslaufend. Kapsel zweiklappig mit ∞ Samen an den Klappenrändern. (Kräuter, selten Holzpflanzen.)

33. Asclepiadineae. Staminen unter sich in ein gemeinsames Gynostemium verwachsen (Ausnahme: *Periploca)*, die introrsen Antheren durch eine Längsspalte geöffnet und wachsartige Pollinarien entlassend (siehe Figur 18 in der Morphologie der Phanerog., Band I, pag. 676). Germen aus zwei apokarp neben einander stehenden Ovarien, jedes in einen eigenen Stylus auslaufend, aber mit gemeinsamem Stigma; Samenknospen ∞ an der Bauchnaht der Ovarien hängend. Frucht aus zwei (oder durch Abortus einer) Balgkapseln bestehend. (Succulente, holzige Pflanzen, meistens mit Milchsaft.)

34. Apocynaceae. Staminen frei oder zuweilen durch Druck etwas an

einander hängend. Germen aus zwei völlig apokarp oder mehr weniger synkarp neben einander stehenden Ovarien, mit einzigem die Ovarien zusammenhaltenden Stylus und ringförmigen Stigma. Frucht zwei getrennte Balgkapseln, oder beerenartig. (Bäume, Sträucher, Kräuter; vielfach mit Milchsaft.)

35. Loganiaceae. Blüthen 4- oder 5-gliedrig; Kelch chori- oder gamosepal; Corolle mit klappiger, oder gedrehter Präfloration. Staminen frei in dem Corollentubus inserirt. Germen dem der Rubiaceen (Ordnung 8) entsprechend, aber oberständig: Ovarien synkarp mit zwei Fächern, durch neue Scheidewandbildung oft in vier Fächer zerfallend, mit 1—∞ Samenknospen in jedem Fach. (Holzpflanzen, seltener Kräuter.)

Diese Ordnung hat directe Verwandtschaft und Anschluss an die Rubiaceen, welche wegen ihres unterständigen Germens zu der ersten Division der Gamopetalen gehören.

Klasse IX: **Diandrae.** Blüthen aktinomorph, tetramer oder pentamer. Kelch kurzröhrig, gezähnt oder gespalten; Corolle oft tellerförmig mit deckender oder klappiger Präfloration des Limbus. Andröceum heteromer aus nur zwei im Corollentubus inserirten Gliedern bestehend, (im Falle des Abortus der Corolle hypogyn). Germen aus zwei synkarpen Ovarien, zweifächerig mit 1—2 anatropen Samenknospen in jedem Fach; die Fächer mit dem Staminalcyklus in Alternanz. Embryo gerade. Blätter gegenständig.

Diese Klasse, welche durch A 2 sich von der vorigen Klasse K 5 C (5) A 5 G (2) bestimmt unterscheidet, bietet durch die grosse Verwandtschaft mit den Salvadoraceen, deren Blüthenplan dennoch durch die Formel K 4 C 4 A 4 G (2) als ein stark verschiedener hervortritt, ebenso mit den Ilicineen etc., einen directen Anschluss dieser Gamopetalen an die discifloren Choripetalen.

36. Jasminaceae. Blüthen meistens pentamer (5—8 gliedrig). Präfloration des Corollenlimbus sich deckend. Samenknospen zu 1—2 in jedem Fach, aufsteigend. Samen zur Reife fast ohne Endosperm; Radicula des Embryos nach unten gerichtet. (Meist windende, schlingende Sträucher.)

37. Oleaceae. Blüthen tetramer. Präfloration des Corollenlimbus klappig; (zuweilen entsteht hier durch Abortus der Corolle Apetalie, verbunden mit Polygamie). Samenknospen zu 2 in jedem Fach, collateral am Gipfel der Scheidewand hängend. Samen mit reichem Endosperm; Radicula nach oben gewendet. (Bäume oder Gesträuche.)

(?) 38. Plantagineae. Blüthen aktinomorph tetramer: K (4) C (4) A 4 G (2) als gewöhnliche Diagrammformel, zuweilen diklin Corolle röhrig, trockenhäutig welkend, ihre Zipfel imbricativ sich deckend. Germen zweifächerig mit 1—∞ Samenknospen in jedem Fach, ausnahmsweise mehrfächerig oder durch Abortus einfächerig mit einer aufrechten Samenknospe, die centralen, scheidewandbildenden Placenten dick fleischig und einer freien Centralplacente ähnlich. Samen schildförmig mit geradem Embryo im Endosperm. (Kräuter.)

Divisio C. Gamopetalae antistemones.

Perianth dicyklisch 4 oder 5 gliedrig, aktinomorph; Kelch gamosepal oder freiblätterig, frei vom Germen (Ausnahmen: *Samoleae, Maeseae, Styracineae, Vaccinieae*); Corolle gamopetal (Ausnahme: *Pyrolaceae*) mit hypo- oder perigyner Insertion. Andröceum monocyklisch mit antipetalen auf der Corolle selbst inserirten Gliedern, oder dicyklisch und dabei entweder in dem Corollentubus oder frei auf einem perigynen Discus inserirt, seine Cyklen der Corolle stets isomer; es hat also in

allen Fällen die gamopetale Corolle einen Staminalcyklus sich gegenüberstehen, der oft der einzige fruchtbare, zuweilen aber staminodial ist; Antheren frei. Ovarien am häufigsten der Corolle isomer, (4) oder (5) synkarp, ein 1 bis mehrfächeriges oberständiges (nur ausnahmsweise untersändiges) Germen bildend mit centraler Placentation und fast immer ∞ Samenknospen (Ausnahme: *Plumbagineae)*.

Diese Division bildet nach der Stellung der Ovarien zu der Corolle zwei Gruppen:

a) Ovarien mit der Corolle in Alternanz (antisepal!); Andröceum haplo- oder diplostemon, im Falle eines Cyklus der Corolle meist opponirt: Klasse X und XI. — Vergleiche zu Klasse X das Diagramm in Bd. I, pag. 702! Fig. 26, I *(Statice)*.

b) Ovarien der Corolle gegenüberstehend (antipetal!); Andröceum obdiplostemon: Klasse XII.

Klasse X: **Primuloideae.** Blüthen monoklin. Corolle gamopetal, zuweilen nur sehr kurz an der Basis verwachsen und fast choripetal. Andröceum monocyklisch, (oder dicyklisch mit zweitem staminodialen Kreise); die Staminen hypogyn oder in der Corolle inserirt und deren Limbus gegenüberstehend (epipetal und zugleich antipetal!) Germen oberständig (ausnahmsweise bei den Myrsinaceen—Maeseen unterständig) einfächerig, mit einzelner oder vielen an freier centraler Placente befestigten anatropen oder amphitropen Samenknospen; Ovarien antisepal. Blätter meist zerstreut.

39. Plumbagineae. Kelch gamosepal; Corolle hoch gamopetal oder fast choripetal. Andröceum monocyklisch antipetal, in den gamopetalen Gattungen auf einem hypogynen Discus stehend, in den fast freiblättrigen auf dem Grunde der Petalen. Germen oberständig einfächerig mit einer einzelnen hängenden, im Grunde entspringenden Samenknospe; Stylen 5, frei. Einsamiges Achänium oder fünfklappige einsamige Kapsel; Samen mit mehlhaltigem Endosperm. (Kräuter oder Halbsträucher.)

40. Primulaceae. Corolle gamopetal (ausnahmsweise choripetal oder fehlend). Andröceum antipetal und epipetal, zuweilen mit alternirenden Staminodien. Germen oberständig mit zahlreichen amphitropen, an freier Centralplacente befestigten Samenknospen; Stylus einfach mit kopfförmigem Stigma. Vielsamige Kapsel; Samen mit eiweisshaltigem Endosperm. (Kräuter.)

41. Myrsinaceae. Wie die Primulaceen, aber Germen ober- oder unterständig; Frucht beeren- oder steinfruchtartig, mit wenigen oder durch Abortus einzigem Samen. (Niedere oder hohe Holzpflanzen.)

Klasse XI: **Styracoideae.** Corolle gamopetal. Andröceum in einem oder mehreren fruchtbaren Cyklen, zuweilen durch Chorise vielgliedrig, in der Corolle oder an deren Grunde auf hypogynem Discus inserirt. Germen ober- oder bei den Styraceen halb-unterständig, mehrfächerig mit centraler Placentation; Ovarien antisepal. Samenknospen je 1, 2 oder wenige in den Fächern, anatrop. Blätter zerstreut.

42. Sapotaceae. Blüthen monoklin. Andröceum mit epipetaler Insertion. Mehrfächeriges Germen oberständig mit je einer einzigen, aus dem centralen Winkel der Fächer aufsteigenden Samenknospe. Radicula im Samen abwärts gerichtet. (Niedere oder hohe Holzpflanzen mit Milchsaft.)

43. Diospyraceae (=Ebenaceae Aut.) Blüthen häufig diklin. Andröceum im Grunde der Corolle inserirt, oder frei von derselben hypogyn. Mehr-

fächeriges Germen oberständig mit je zwei, oft durch eine falsche Scheidewand von einander getrennten, von dem oberen centralen Winkel der Fächer herabhängenden Samenknospen. Radicula im Samen aufwärts gerichtet. (Sträucher oder Bäume ohne Milchsaft.)

44. Styracineae. Blüthen meist monoklin. Corolle kurz gamopetal, zuweilen fast vielblättrig. Andröceum am Corollengrunde inserirt, getrennt oder monadelphisch, einfach dicyklisch oder in durch Chorise zahlreichen Gliedern. Germen halb- oder fast ganz unterständig mit je einer bis wenigen hängenden, abstehenden oder aufgerichteten Samenknospen in jedem Fach. Frucht saftig, fast immer einfächerig durch Abortus. (Bäume oder Sträucher ohne Milchsaft.)

Für diese Ordnung finden sich mehrere Hinweise auf nahe verwandtschaftliche Beziehungen zu einigen choripetalen Gruppen; besonders wird unter den Calycifloren auf die Philadelpheen und durch die Lecythidee Napoleona auf die Myrtaceen hingewiesen (Endlicher, Decaisne), weniger auf die durch oberständiges Germen ausserdem geschiedenen Ternstroemiaceen. — In der ganzen Division von antistemonen Gamopetalen ist diese Ordnung durch die Neigung zur Unterständigkeit des Germen abweichend, und bei *Symplocos* u. a. sind die den gespaltenen Staminalbündeln der Myrtaceen nicht unähnlichen fünf Bündel des Andröceums mit der Corolle in Alternanz statt in Opposition.

Klasse XII: **Bicornes.** Blüthen monoklin. Corolle gamopetal, (selten choripetal: Pyrolaceae). Andröceum obdiplostemon, also aus zwei Cyklen gebildet, von welchen der äussere antipetal gestellt ist, seltener monocyklisch mit alternipetalen Gliedern; Antheren sehr häufig mit Poren oder Längsspalten am Gipfel aufspringend; Staminalinsertion seltener in dem Corollentubus, häufiger frei von der Corolle hypogyn oder auf hypogynem Discus. Germen oberständig (unterständig bei den Vaccinien), mehrfächerig mit centraler Placentation; Stylus einfach; Samenknospen meist sehr zahlreich in den Fächern, anatrop oder amphitrop. Blätter fast stets zerstreut.

45. Epacridineae. Corolle gamopetal. Andröceum monocyklisch mit der Corolle in Alternanz, im Corollentubus oder hypogyn inserirt; Antheren dorsifix, die zwei Fächer parallel mit gemeinsamer Spalte aufspringend, ohne Anhängsel. Germen frei auf einem Discus inserirt, mit je einer oder ∞ Samenknospen in jedem Fach. Embryo lang und gerade in fleischigem Endosperm. (Niedere Holzpflanzen.)

46. Diapensiaceae. Corolle gamopetal. Andröceum monocyklisch mit der Corolle in Alternanz, oder ausser dem fruchtbaren Cyklus mit antipetalen Staminodien, epipetal inserirt; Antheren ohne Anhängsel mit getrennten Fächern. Germen frei ohne Discus, dreifächerig mit ∞ Samenknospen. Kurzer Embryo in starker Endospermmasse. (Halbsträucher.)

47. Ericaceae. Corolle gamopetal. Andröceum dicyklisch obdiplostemon, seltener durch Abortus der antipetalen Staminen monocyklisch, auf einem Discus am Grunde der Corolle inserirt; Antheren basifix mit getrennten, an der Spitze durch Poren oder durch eine kurze Spalte aufspringenden Antheren, jedes Fach an der Spitze oder am Rücken durch ein hornartiges Anhängsel begrannt oder seltener glatt. Embryo gerade inmitten eines fleischigen Endosperms. (Sträucher oder Halbsträucher.)

Unterordnungen, häufig als eigene Ordnungen aufgefasst:

1. *Vaccininae*; Germen unterständig; Frucht eine Beere.

2. *Ericinae*: Germen oberständig auf hypogynem Discus; Frucht meist Kapsel, selten Beere.

48. Pyrolaceae. Corolle choripetal. Andröceum dicyklisch, auf hypogynem Discus oder Drüsen inserirt; Antheren mit Gipfelporen oder Längsspalten sich öffnend, ohne Anhängsel. Kapsel 3—5 fächerig mit dickfleischigen, in der Achse oberwärts sich trennenden Placenten, vielsamig; Samen klein mit sackförmiger Testa und öligem Endosperm; Embryo wenigzellig ohne entwickelte Kotyledonen. (Stauden, vielfach parasitisch.)

Unterordnungen:

1. *Pyrolinae*: Antheren mit Gipfelporen; Blätter entwickelt mit Chlorophyll.
2. *Monotropinae*: Antheren mit Längsspalten; Blätter rudimentär chlorophyllos.

Bentham und Hooker verbinden die *Pyrolinae* als Tribus mit den Ericaceen und constituiren die *Monotropinae* als eigene Ordnung; dem widerspricht der gleiche Bau des Embryos bei beiden als wichtigstes, sie gemeinsam von den Ericaceen ebenso wie die choripetale Corolle auszeichnendes Merkmal.

49. Lennoaceae. Corolle gamopetal. Andröceum monocyklisch mit der Corolle in Alternanz, im Tubus inserirt; Antheren ohne Anhängsel. Ovarien 10—14 um eine dickfleischige Achse gestellt, durch falsche Scheidewand zweigetheilt mit je einer Samenknospe in den Halbfächern. Frucht in einsamige Steinkerne zerfallend mit kleinen dünnschaligen Samen; Embryo wenigzellig ohne entwickelte Kotyledonen. Parasitische, chlorophylllose Stauden.)

Divisio D. Calyciflorae choripetalae.

Blüthen monoklin, selten durch Abortus diklin. Perianth dicyklisch, meist 4- oder 5-gliedrig, aktinomorph oder (in Klasse XVI) zygomorph, in Klasse XVIII spiroidisch. Kelch gamosepal: der verwachsene Grund seiner Blätter einen hohlen Becher, Rohr, oder Scheibe bildend oder mit einem drüsigen Discus durch Verwachsung ausgekleidet, in seinem verwachsenen Tubus entweder mit dem Germen verwachsen oder völlig frei von demselben, am Rande seines Limbus oder im Innern des Bechers die choripetale Corolle und das Andröceum tragend. A4—∞, die gleiche, häufig die doppelte, seltener die vielfache Zahl der Petalen bildend; die Staminen frei von der Corolle mit epigyner oder perigyner Insertion. Ovarien 1—∞, nur in wenigen Ordnungen der Corolle isomer, apokarp oder synkarp; im Falle der Synkarpie das Germen theils unter-, theils oberständig.

Die Ober- oder Unterständigkeit des Germen lässt sich in dieser Division durchaus nicht zur Bildung der Unterabtheilungen verwenden, schwankt im Gegentheil oft bei nahe verwandten Ordnungen (Saxifrageen, Crassulaceen). Aus der Zahl und Stellung der Ovarien und Staminen ergiebt sich folgende kurze Uebersicht, worin n den Blüthennumerus ausdrückt:

a) A n oder n + n obdiplostemon; Kelchrohr oder Becher in seiner ganzen Länge mit dem Germen verwachsen, selten über dasselbe hervorragend; Ovarien 2 — n: Klasse XIII und XIV.

b) A n + n diplostemon, oder A∞; Kelchrohr einen hohlen Becher oder Scheibe bildend, (höchst selten mit dem Germen verwachsen: *Pyrinae* unter den Rosaceen); G 1, oder G ∞ apokarp, selten G n synkarp: Klasse XV und XVI.

c) An + n diplostemon, oder An^{∞} oder A ∞ oder An; Kelchrohr lang, frei oder mit dem Germen verwachsen, aber in der Regel lang darüber hinaus-

geführt und oberwärts Petalen und Staminen tragend (vergl. Fig. 25 auf pag. 350); G(3) oder(4) oder(5) synkarp: Klasse XVII, XVIII, XIX.

Bei den Cucurbitaceen ist die Corolle noch vielfach gamopetal und tritt daher in ihrem Charakter zu den Ordnungen der ersten Division.

Klasse XIII: **Umbellatae.** $\oplus$ ☿ K(n) Cn An $G(\overline{2})$ oder $(\overline{n})$, n=5 oder 4, seltener eine höhere Zahl. Der gamosepale Kelch in der ganzen Länge seines Tubus mit dem unterständigen, vollkommen gefächerten Germen verwachsen, über demselben in kurze freie Zipfel auslaufend; Corolle und das gleichzählige Andröceum epigyn. Fächer des Germen mit je einer hängenden anatropen Samenknospe. Eiweisshaltiges Endosperm reichlich den meist kleinen Embryo mit aufwärts gerichteter Radicula umgebend und einschliessend. Blüthenstände Dolden, oder kopfartig gedrängte Aehren im Falle stielloser Blüthen, seltener Thyrsus.

50. Cornaceae. Blüthen vierzählig. Stylus einfach. Frucht eine 2- oder durch Abortus 1-fächerige Steinbeere. (Sträucher, sehr selten Stauden, mit gegenständigen Blättern.)

Anschluss der Ordnung ausserdem an die Ordnung 7 (Loniceraceen) der dritten Klasse unter den Gamopetalen.

51. Araliaceae. Blüthen fünfzählig oder in höherer Gliederzahl häufig zehnzählig. Germen aus 2, oder häufiger einer grösseren (den Petalen entsprechenden) Zahl von Ovarien gebildet; Stylen 2—n. Frucht eine 2- bis vielfächerige Beere oder Steinfrucht. (Holzpflanzen, vielfach kletternd, seltener grosse Stauden, mit zerstreuten Blättern.)

52. Apiaceae. (*Umbelliferae* der Autoren.) Blüthen fünfzählig. Germen aus 2 durch ein Stylopodium gekrönten Ovarien gebildet, mit 2 getrennten Stylen. Frucht ein bei der Reife in die zwei Theilhälften zerfallendes Doppelachänium. (Kräuter, sehr selten verholzend, mit zerstreuten Blättern.)

Klasse XIV. **Corniculatae.** $\oplus$ ☿ K(n) Cn A‖n + n G-(2)- bis $\underline{n}$ oder An, n fast immer = 5. Der gamosepale Kelch einen kurzen, oft scheibenartigen (bei *Ribes* zuweilen einen langen) Tubus bildend, welcher mit den 2 bis n Ovarien im Falle deren Synkarpie am Grunde halb, oder bis oben hin verwachsen ist, im Falle der Apokarpie der Ovarien völlig frei bleibt; in der Apo- und Synkarpie der Ovarien herrscht grosse Mannigfaltigkeit, doch bleibt deren Obertheil, und wenigstens die spreizenden Stylen selbst, unverwachsen. Andröceum im Falle von zwei entwickelten Cyklen obdiplostemon, bei einem Cyklus mit der Corolle in Alternanz. Die Ovarien stehen im Falle der Isomerie mit der Corolle antipetal, sind aber bei vielen Ordnungen nur zweizählig. Samen mit oder ohne Endosperm. Blüthenstände häufig cymös, seltener botrytisch. Blätter meistens zerstreut.

53. Hamamelideae. Blüthen monoklin oder durch Abortus diklin. Corolle durch Abortus häufig fehlend, sonst 4—5 perigyne Petalen. Andröceum bei vorhandener Corolle dicyklisch, mit einem der Corolle gegenüberstehenden fruchtbaren Cyklus, bei fehlender Corolle A∞. Germen halbunterständig zweifächerig mit zwei getrennten Stylen, in jedem Fach eine oder mehrere hängende Samenknospen. Kapsel, sich mit zwei zweispaltigen Klappen am Gipfel öffnend; Embryo gerade in der Achse eines eiweisshaltigen Endosperms. (Bäume oder Sträucher.)

Eine durch mannigfache Blüthenabweichungen abnorme Ordnung, welche unzweifelhaft eine Mittelstellung zwischen der XIII. und XIV. Klasse einnimmt, der ersteren sich durch die Ovarien

mit nur einer (oder wenigen, davon einer fruchtbaren) hängenden Samenknospe anschliesst, der letzteren durch das Oeffnen der halbunterständigen oder gar oberständig werdenden Kapsel. Aehnliches gilt von der folgenden Ordnung.

54. Bruniaceae. Blüthen in Aehren oder Köpfen. Kelch mit seinem Tubus dem Germen in der ganzen Länge angewachsen, die 4—5 Petalen oben auf dem frei werdenden Rande tragend. Staminen der Corolle gleichzählig. Germen halb- oder ganz unterständig, meistens zweifächerig mit je einer oder zwei collateralen Samenknospen in jedem Fach. Frucht einsamig oder wie bei den Hamamelideen. (Sträucher oder Halbsträucher.)

55. Ribesiaceae. Blüthen in Trauben (oder einzeln). $K(5)\ C5\ A5\ G(\overline{2})$, seltener 4 - zählig. Germen vollkommen unterständig, einfächerig, mit zwei parietalen, die ∞ Samenknospen tragenden Placenten. Beerenfrüchte; Samen mit reichem eiweisshaltigen Endosperm und kleinem Embryo, (Sträucher.)

Obgleich diese Ordnung der Unterordnung *Escalloninae* unter den Saxifragaceen nahesteht, ist sie dennoch als eigene aufzuführen und tritt sogar durch mehrere Eigenschaften, wie durch das bei *Ribes aureum* u. a. Arten lang über das unterständige Germen vorgezogene Kelchrohr, auf dessen Rande hoch oben wie bei den Combretaceen Corolle und Andröceum inserirt sind, aus diesem Verwandtschaftskreise heraus.

56. Saxifragaceae. Blüthenstände cymös oder botrytisch; Blüthen in der Regel fünfzählig. Kelchtubus in seiner (oft geringen) Länge mit dem Germen verwachsen, an seinem Rande auf fleischigem Discus die Corolle und einen, oder zwei obdiplostemone Staminalcyklen inserirend. Ovarien meistens zwei, (seltener 3—5), bei lang an sie angewachsenem Kelchtubus ein völlig unterständiges, bei kürzerem Tubus ein nur halb- oder kaum unterständiges Germen bildend, oberwärts frei mit gespreizten Stylen, unterhalb synkarp, ein- bis zweifächerig mit zahlreichen Samenknospen. Kapselfrüchte, an den inneren Rändern des Obertheils aufspringend; Samen mit geradem Embryo in der Achse eines eiweisshaltigen starken Endosperms. (Sträucher oder Kräuter.)

Unterordnungen, vielfach als eigene Ordnungen geltend:

1. *Saxifraginae:* Andröceum obdiplostemon, epigyn oder hoch perigyn.
2. *Parnassiae:* ein fruchtbarer Staminalcyklus mit einem staminodialen, Drüsen tragenden in Alternanz, hoch oder tief epigyn. — (Anschluss an die *Droseraceae* unter den choripetalen Thalamifloren.)
3. *Cunoninae:* Blätter gegenständig. Andröceum perigyn meist monocyklisch.
4. *Hydranginae:* Blätter gegenständig. Andröceum epigyn obdiplostemon.
5. *Escalloninae:* Blätter spiroidisch gestellt. Andröceum epigyn, seltener perigyn, monocyklisch. (Anschluss an die *Ribesiaceae.*)
6. *Francoinae:* Blätter in Grundrosette. Blüthen vierzählig. Zwei fruchtbare Staminalcyklen mit ebensovielen Staminodien in Alternanz. Germen oberständig vierfächerig.

57. Brexiaceae. Blüthen fünfzählig vom Bau der tief perigynen Saxifragaceen (Unterordng. 2 oder 6!); unterscheiden sich durch das aus einem fruchtbaren und einem staminodialen Cyklus bestehende, am Grunde schwach monadelphische Andröceum (ähnlich *Parnassia!)*, durch 5 antipetale bis oben verwachsene Ovarien, und durch geraden Embryo ohne Endosperm. (Bäume und Sträucher.)

58. Cephalotaceae. Blüthen in ährenartigem Thyrsus. Kelch 6-spaltig, Corolle durch Abortus fehlend. Andröceum dicyklisch, die 6 alternisepalen Glieder länger und früher sich öffnend als die 6 antisepalen; (die

längeren Glieder würden, wie bei den Crassulaceen, der Corolle gegenüber stehen); Ovarien 6 alternisepal, frei von einander aber in einem dichten Cyklus zusammengedrängt, in jedem nur eine aufrechte Samenknospe. Samen mit Endosperm. (Stauden mit insectivoren Blättern; vergl. Bd. I, pag. 119 dieses »Handbuches«).

59. Crassulaceae. Blüthen in Wickeln oder botrytischen Inflorescenzen, nach sehr wechselnder, aber in derselben Blüthe stets scharf bis zum Gynäceum durchgeführter Blüthenzahl aufgebaut: K(n) Cn A || n + n $\overline{\text{Gn}}$, zuweilen durch Abortus nur An, sonst A obdiplostemon. Ovarien in einen der Corolle gleichzähligen Cyklus zusammengestellt, antipetal, von einander völlig oder wenigstens in den Obertheilen getrennt, mit 2 Reihen Samenknospen an den Bauchnähten. Frucht aus getrennt aufspringenden vielsamigen Balgkapseln bestehend; Embryo gerade ohne Endosperm. (Kräuter oder unten verholzende strauchartige Pflanzen mit dickfleischigen Blättern).

60. Platanaceae. Blüthen diklin mit Rudimenten vom fehlenden Geschlechte, 3- oder 4-zählig, in eingeschlechtigen Kopf-Inflorescenzen, am Grunde von Deckblättern umhüllt. Kelch und Corolle rudimentär schuppenförmig; Sepalen schuppenartig mit behaarten Spitzen, Petalen kleiner, dick und haarlos. Staminen 4 (oder 3) perigyn, mit der Corolle in Alternanz. Ovarien meist 4, apokarp antipetal auf einem Discus stehend, einfächerig in langen Stylus auslaufend mit einer einzigen hängenden Samenknospe. Embryo mit wenig oder keinem Endosperm, Radicula abwärts gerichtet. (Bäume mit abwechselnden Blättern.

Abweichende, in der systematischen Stellung verschieden gedeutete Ordnung, den Calycifloren ohne Zweifel zuzugesellen. SCHÖNLAND (ENGLER's botan. Jahrbücher, Bd. IV, pag. 308 folg. giebt ihr einen Platz unter den *Senticosae*, während die Verwandtschaft mit *Liquidambar* als anomaler Hamamelideen-Gattung und andere Rücksichten, zumal die von SCHÖNLAND geleugnete Apokarpie der Crassulaceen, es als zweckmässig erscheinen lassen, sie am Schluss der Corniculaten aufzuführen.

Klasse XV: **Senticosae.** (FRIES! — *Rosiflorae* vieler Autoren). ☿ ⊕, nur bei den Chrysobalaneen (↓), K(n) Cn A∞G1 bis ∞. Der gamosepale Kelch einen kurz scheibenförmigen, oder lang becherförmigen Tubus bildend, welcher (mit Ausnahme der Pomaceen!) von den Ovarien frei ist, und am Rande der Scheibe oder des Bechers hochperigyn die Corolle und Staminen trägt. Petalen meist 5, (bei der Tribus Sanguisorbeen durch Abortus fehlend). Staminen sehr selten dem Kelch isomer, meist durch Vervielfältigung der Cyklen ∞, am häufigsten 15, 20, 25. Ovarien selten 1, häufiger 5—∞, völlig apokarp mit end- oder seitenständigem Stylus, (bei den Pomaceen ein unterständiges 2- bis 5 fächeriges Germen bildend). Samenknospen anatrop. Samen mit geradem Embryo, grossen Kotyledonen, ohne Endosperm. Blätter fast stets zerstreut, mit Nebenblättern.

61. Rosaceae. ⊕. Ovarien 1—∞, welche in dem Falle der Einzahl zu nussartigen einsamigen Achänien heranreifen, in dem Falle der Mehrzahl apokarp oder synkarp zu Achänien, Fleischfrüchten oder Haufenbeeren sich ausbilden; Stylen im Falle der Mehrzahl der Ovarien getrennt. Radicula im Samen nach abwärts oder aufwärts gerichtet. (Niedere Bäume, Sträucher, Kräuter.)

Unterordnungen und Tribus, vielfach als eigene Ordnungen geltend:

1. *Pyrinae:* Ovarien $\overline{2-5}$ ein synkarpes, in den Kelchtubus eingesenktes Germen bildend, welches mit diesem zu Fleischfrüchten (*»Pomaceae«*) heranwächst.

2. *Rosae:* Ovarien ∞, apokarp, in einen tiefen, sich über ihnen zusammenschliessenden Kelchtubus eingesenkt, welcher nach der Befruchtung für sich allein fleischig auswächst.

3. *Dryadinae:* Ovarien ∞, 5 oder durch Abortus wenige, von dem scheibenförmigen Kelchtubus auf gewölbtem Torus getragen, apokarp. (Siehe Fig. 36.)

Tribus *Potentilleae:* Corolle vorhanden. G ∞ zu Achänien oder Haufenbeeren auswachsend.

— *Sanguisorbeae:* Corolle meist abortirt. G 1—4 zu Achänien entwickelt.

— *Spiraeaceae:* Corolle vorhanden. G 5 zu Balgkapseln entwickelt.

62. Amygdalaceae. ⊕. Ovarium 1, frei im becherartigen Kelchtubus stehend mit zwei hängenden Samenknospen und endständigem Stylus, zu einer einsamigen Steinfrucht mit nach aufwärts gerichteter Radicula des Samens sich entwickelnd. (Bäume und Sträucher).

63. Chrysobalanaceae. (↓) oder ⊕. Ovarium 1, frei im becherartigen Kelchtubus stehend mit 2 aus dem Grunde aufsteigenden Samenknospen und seiten- oder fast grundständigem Stylus, zu einer durch Abortus einsamigen Steinfrucht mit nach abwärts gerichteter Radicula des Samens sich entwickelnd. (Bäume und Sträucher).

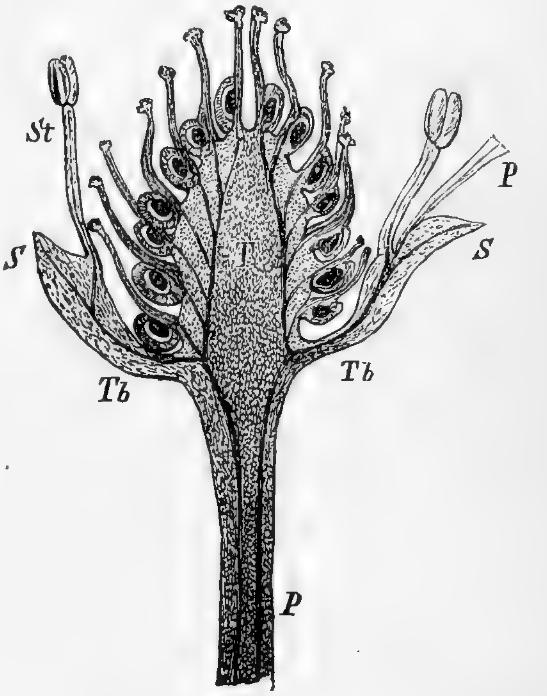


Fig. 36. (B. 534.)
Längsschnitt durch die Blüthe von *Potentilla inclinata;* P der Stiel, welcher sich schliesslich zu der die einzelnen Ovarien hoch übereinander tragenden Achse T erweitert; Tb der Kelchtubus, S dessen freie Zipfel, P die Basis eines Petals, St Staminen in ihrer calyciflorischen Insertion.

Klasse XVI: **Leguminosae.** ☿ (↓) oder seltener ⊕, K(n) Cn An + n $\underline{\text{G}1}$ mit n grösstentheils = 5 (bei den Mimosaceen auch = 4). Der gamosepale Kelch einen kürzeren oder längeren Tubus bildend, in dessen Grunde das einzige Ovar völlig frei von ihm, und perigynisch die Petalen und meist doppelt so viel Staminen inserirt stehen. Das Ovar mit endständigem Stylus median gestellt, mit einer grösseren Zahl anatroper oder amphitroper (selten 1) Samenknospen an den beiden nach oben gerichteten Placentarstreifen des Ovars, zuweilen mit falscher Längsscheidewand oder quergegliedert, zu einer »Hülse« (Legumen) heranreifend, welche bei den vielsamigen zweiklappig aufreisst. Same mit grossen, blattartigen Kotyledonen meist ohne Endosperm. Blätter zerstreut stehend mit Nebenblättern, in der Regel zusammengesetzt.

64. Mimosaceae. Blüthen ⊕ am häufigsten vierzählig nach der Formel K (4) C4 A4 + 4 oder A∞ $\underline{\text{G}1}$, seltener nur A4 und als Ausnahme mehrere apokarpe Ovarien (als Merkmal der Verbindung mit voriger Klasse!); Filamente frei oder monadelph. Embryo gerade. (Holzpflanzen, meist mit mehrfach gefiederten Blättern oder an deren Stelle Phyllodien.)

Hier schliesst, zumal an die abweichenden Gattungen mit mehreren Ovarien, zugleich die Ordnung der Connaraceen aus der Klasse *Terebinthinae* an.

65. Caesalpiniaceae. Blüthen (↓) fünfzählig nach der Formel K (5) C5 A5 + 5 $\underline{\text{G}1}$, mit Abweichungen in der Staminalzahl durch Abortus bis auf ein einziges Glied (vergl. Fig. 8, I: *Casparea,* auf pag. 244). Corolle mit aufsteigender Präfloration, das der Achse zugewendete unpaare obere Petalum

von den zwei seitlichen überdeckt. Filamente frei oder verwachsen. Embryo gerade, nicht selten mit Endosperm. (Holzpflanzen mit Fiederblättern).

66. Phaseolaceae (= *Papilionaceae* der Autoren). Blüthen (↓) fünfzählig nach der Formel K (5) C 1:2:2 A (5+5) G 1. Corolle mit absteigender Präfloration, das der Achse zugewendete unpaare obere Petalum die zwei seitlichen überdeckend, die paarigen unteren Petalen in der Regel in einen »Kiel« verwachsen. Filamente völlig monadelph, oder zu 9+1 verwachsen, oder (*Sophoreae*, siehe Fig. 8, II: *Edwardsia*, auf pag. 244) von einander getrennt. Embryo mit gekrümmter Radicula. (Bäume, Sträucher, Kräuter).

Klasse XVII: **Onagrariae.** (= *Myrtiflorae* vieler Autoren; *Salicariae, Myrti* und *Onagrariae* Juss). ☿ oder ausnahmsweise diklin, ⊕ oder selten (↓), ausnahmsweise durch Abortus apetal; Blüthen am häufigsten vierzählig, sonst 5- oder 6-zählig, auch 2-zählig. Der gamosepale Kelch bildet einen langen, nicht selten corollinisch gefärbten Tubus, welcher entweder dem Germen in seiner ganzen Länge angewachsen, oder über dem Germen noch als langes hohles Rohr fortgeführt, oder ganz frei vom Germen entwickelt ist, und hoch epigyn oder hoch perigyn Corolle und Andröceum trägt. Andröceum in einem, oder in zwei, seltener in mehreren der Corolle isomeren Cyklen in normaler Alternanz, seine Glieder im Falle eines Cyklus nicht selten durch Chorise zu polyandrischen Bündeln entwickelt. Germen je nach der Verwachsung mit dem Kelchtubus ober- oder häufiger unterständig, aus 2—5 Ovarien völlig synkarp mit durch Verwachsung einfachem Stylus, mehrfächerig; Placentation central. Früchte mehr- oder durch Abortus einsamig; Samen ohne Endosperm mit makroblastem Embryo. Blätter einfach, ohne Nebenblätter, meist gegenständig.

67. Lythraceae. Blüthen ⊕ oder (↓), vielfach sechszählig. Kelchtubus lang, frei vom Germen, hoch oben die Petalen und tief unten die Staminen tragend; Andröceum 1—3-cyklisch. Germen oberständig 2—6-fächerig, oder selten durch Verkümmerung der Scheidewände einfächerig. Kapselfrucht, vom stehenbleibenden Kelch getragen; Embryo gerade. (Bäume, Sträucher, Kräuter).

68. Oliniaceae. Blüthen ⊕, 4- oder 5-zählig. Kelchtubus langröhrig (siehe Fig. 25 auf pag. 350), unten mit dem Germen verwachsen, im Innern das Andröceum und hoch oben die Corolle tragend. Beere oder Steinfrucht, oben vom Kelchrande gekrönt, 2—5 fächerig; Embryo gekrümmt oder spiralig eingerollt. (Niedere Bäume).

69. Myrtaceae. Blüthen ⊕, 4- oder 5-zählig. Kelchtubus glockig, fast in seiner ganzen Länge mit dem Germen verwachsen, über demselben auf einem Discus Corolle und Andröceum tragend. Staminen zahlreich, in 2-, 3- oder vielfacher Zahl der Petalen alle frei oder am Grunde monadelph, oder in der Corolle isomeren, durch Chorise polyandrischen Bündeln antipetal gestellt. Germen unterständig mehrfächerig mit kopfförmigem Stigma auf einfachem Stylus, zu Kapseln oder Beeren heranreifend. Embryo gerade, gekrümmt oder eingerollt. (Holzpflanzen mit ätherischen Oeldrüsen in den ganzrandigen Blättern).

70. Melastomaceae. Blüthen ⊕, 5- oder seltener 4-zählig. Kelchtubus glockig, mit dem Germen schwach, halb, oder fast ganz verwachsen, auf einem fleischigen Ringe am Limbus Corolle und Andröceum tragend. Staminen meistens in zwei Cyklen, der antipetale Cyklus häufig kleiner oder rudimentär; Filamente

getrennt, Antheren in Gipfelporen aufspringend. Germen mehr- bis vielfächerig mit kopfförmigem oder getheilten Stigma auf einfachem Stylus, zu Kapseln, Steinbeeren oder Beeren heranreifend. Embryo gerade oder gekrümmt. (Holzpflanzen oder Kräuter).

71. Jussieuaceae. (*Onagraceae* der Autoren, *Oenotheraceae*, *Epilobiaceae.*) Blüthen ⊕ nach der Formel K(4) C4 A4 + 4 G($\overline{4}$), auch zweizählig. Kelchtubus mit dem Germen in dessen ganzer Länge verwachsen und über demselben als hohles Rohr lang vorgezogen, am Limbus Corolle und Andröceum tragend. Staminen in zwei gleichen, ausnahmsweise in einem Cyklus; Filamente frei, Antheren mit Längsspalten. Germen scharf unterständig, 2—4-fächerig, mit 2—4-theiligem Stigma auf einfachem Stylus. Vielsamige Kapseln, seltener Beeren; Embryo gerade. (Sträucher oder Kräuter).

72. Trapaceae. ⊕ K(4) C4 A4 G-(2)- vom Typus der vorigen Ordnung; aber die Frucht ist eine durch Abortus einsamige Nuss, gekrönt vom 4-dornigen Limbus des mit auswachsenden Kelches; Embryo mit einem dicken, stärkemehlhaltigen und einem zweiten ganz rudimentären Kotyledon. (schwimmende Wasserpflanzen).

Anschluss an die *Haloragideae* der nächsten Division.

73. Rhizophoraceae. ⊕ 4—12gliedrig vom Typus der Melastomaceen oder Jussieuaceen. Andröceum mit der Corolle auf einem Ringe zwischen Kelchtubus und Germen inserirt, meistens je 2 Staminen antipetal. Germen halb- oder ganz unterständig 2—4-fächerig, in den Fächern 2 collaterale hängende Samenknospen. Harte, durch Abortus einfächerig-einsamige Frucht mit langem, makropoden Embryo. (Niedere Bäume.)

74. Combretaceae. Blüthen ⊕, 4—5zählig, zuweilen durch Abortus apetal (alsdann Anschluss gewährend an die Daphnoideen der nächsten Division!). Kelchrohr mit dem Germen in dessen ganzer Länge verwachsen und über demselben als hohles Rohr vorgezogen, vom Typus der Jussieuaceen. Germen unterständig, durch Verkümmerung der Scheidewände einfächerig, mit 2 bis 4 hängenden Samenknospen. Steinfrucht, durch Abortus meist einsamig; Embryo gerade mit eingerollten Kotyledonen. (Bäume oder Sträucher).

Klasse XVIII: **Opuntiae.** (*Ficoïdeae* Aut.) ☿ ⊕ K(4) oder (5) oder unbestimmt spiroidisch, C∞, A∞, G($\overline{3}$) bis ($\overline{\infty}$). Corolle und Andröceum vielgliedrig, am Limbus oder im Innern des Kelchtubus inserirt. Germen durch Verwachsung mit dem Kelchrohr unterständig, mit der Zahl der Stigmen entsprechenden parietalen Placenten. Frucht vielsamig; Embryo gekrümmt, seltener gerade.

Diese Klasse schliesst sich, zumal in ihrer ersten Ordnung, durch den Samenbau und andere Beziehungen eng an die Cyclospermen (Division H) an, unterscheidet sich jedoch durch parietale Placentation von den eigentlichen Caryophyllinen genügend.

75. Mesembryaceae. Kelchlimbus 4—5theilig, von der Corolle scharf abgesetzt, mit sich deckender Präfloration. Ovarien 4—20 zum unterständigen gefächerten Germen verwachsen, die Placenten im Grunde jedes Faches parietal. Mehliges Endosperm. (Succulente Stauden, oft verholzend.)

76. Cactaceae. Kelchlimbus mit der Corolle durch spiroidische Anordnung verbunden, die inneren Petalen grösser als die äusseren kelchartigen. Ovarien 3—viele, zum unterständigen einfächerigen Germen verwachsen. Endosperm schwach oder fehlend. (Fleischige, meist blattlose, dicke Stämme bildende Holzgewächse).

Klasse XIX: **Peponiferae.** (Bartling, Ord. nat. pag. 221 zum Theil, nach Ausschluss der Cacteen.) ☿ oder ♂, ♀, ⊕. Der gamosepale Kelch einen hohlen oder in seiner ganzen Länge mit dem Germen verwachsenen Tubus bildend, an dessen Limbus unmittelbar neben den Kelchzipfeln die Corolle inserirt ist, welche den zuweilen corollinischen Kelchblättern an Textur und Stellung gleicht. Andröceum aus einem mit der Corolle alternirenden Cyklus weniggliedrig, oder durch Chorise zu vielgliedrigen Bündeln vermehrt, nicht selten durch unfruchtbare staminodienartige Cyklen vermehrt; Staminen hoch perigyn am Rande des Kelchtubus oder epigyn, getrennt oder mit den Filamenten verwachsen. Germen aus mehreren (meist 3) Ovarien synkarp, im hohlen Kelchtubus oberständig oder mit diesem verwachsen und unterständig, einfächerig mit parietaler Placentation; Samenknospen anatrop. Frucht vielsamig; Embryo gerade.

77. Passifloraceae ☿. Kelchtubus hohl, vom Germen frei, im Schlunde mit einem Kranze staminodienartiger, dem Discus entsprossener Fäden versehen (Corona). Torus innerhalb des Kelchtubus lang zu einem Gynophor vorgezogen, auf dessen Spitze das aus 3—5 synkarpen Ovarien gebildete Germen steht; Stylen ausgebreitet. Vielsamige Kapsel oder Beere; Embryo mit flachen Kotyledonen inmitten von Endosperm. (Kletternde Kräuter oder Holzgewächse.)

78. Papayaceae ♂, ♀. — ♂: Kelch klein 5-zähnig; Corolle gamopetal trichterförmig; Staminen 10 im Schlunde der Corolle; Germenrudiment. ♀: Kelch 5-zähnig; Corolle choripetal tief perigyn; Germen frei oberständig, 1- oder unvollständig 5-fächerig mit verwachsenen Stylen. Beerenfrucht; Embryo mit blattartigen Kotyledonen in der Achse des Endosperms. (Wenig verzweigte Bäume mit Milchsaft.)

79. Turneraceae ☿. Kelchtubus vom Germen frei. Corolle 5-zählig mit gedrehter Präfloration, unten oder oben im Kelchtubus inserirt. Andröceum monocyklisch, frei im Grunde des Kelchtubus. Germen oberständig mit 3 getrennten Stylen. Dreiklappige Kapsel; Embryo in der Achse des Endosperms. (Sträucher oder Kräuter.)

80. Loasaceae ☿. Kelchtubus fast in ganzer Länge mit dem Germen verwachsen. Corolle mit klappiger Präfloration, epigyn, häufig mit einem zweiten alternirenden Cyklus als Paracorolle. Andröceum vielgliedrig durch Spaltung der antipetalen Glieder zu polyandrischen Bündeln, seltener A 5 + 5. Germen unterständig mit durch Verwachsung gemeinsamem Stylus. Kapsel; Embryo klein von reichem Endosperm umgeben. (Kräuter, oft kletternd.)

81. Cucurbitaceae. ♂, ♀. Corolle choripetal oder häufig gamopetal, trichterförmig (Anschluss an die Division A, *Lobelioideae)*. Kelch gamosepal, glockenförmig mit 5-zähnigem Limbus, in den ♀ Blüthen in seinem Tubus mit dem Germen verwachsen. Andröceum im Grunde der Corolle oder an der Basis des Kelches inserirt, monocyklisch und vielfach zu einer centralen Säule verwachsen aus 3—5 Gliedern. Germen unterständig mit dreispaltigem Stylus. Fleischfrucht; Embryo phylloblast ohne Endosperm. (Kräuter mit Wickelranken, selten Holzgewächse.)

82. Samydaceae. ☿, oft apetal. Staminen 5 + 5 mit ebensoviel Staminodien alternirend und monadelph, perigyn. Germen oberständig mit verwachsenem Stylus. Embryo mit Endosperm.

Kleine Ordnung von vielfach umstrittener Verwandtschaft, welche den Bixaceen unter den Thalamifloren nahekommt, jedoch von den Passifloraceen in Hinsicht aller Charaktere fast nur

durch den Mangel der Corona abweicht. — Die Apetalie weist auf die übrigen calyciflorischen Ordnungen der nächsten Division, z. B. Datiscaceen, hin, und um deren willen ist die Ordnung hier an den Schluss dieser Division gestellt.

Divisio E. Calyciflorae apetalae.

Perianth monocyklisch, phylogenetisch dem Kelch mit grosser Wahrscheinlichkeit entsprechend, aber die Corolle sehr häufig in Verwachsung, Färbung, Insertion des Andröceums nachahmend, nach rudimentär gewordener oder ganz unterdrückter Corollenbildung mit den Funktionen des dicyklischen Perianths: Perigon! — Perigon entweder verwachsen oder freiblättrig, oberständig und mit dem Germen verwachsen (Klasse XX), oder unterständig und vom Germen frei (Klasse XXI). Andröceum epigyn oder hoch perigyn, im letzteren Falle im Tubus des Perigons inserirt und mit dessen Zipfeln in Alternanz oder Opposition, von halber oder gleicher oder doppelter Anzahl wie die Lacinien des Perigons, seltener ∞. Ovarien 1—4, im Falle der Mehrzahl synkarp; Samenknospen anatrop (oder bei den Proteaceen auch orthotrop).

Die Division beginnt mit einer Ordnung, bei welcher die Petalen noch vielfach in schwacher Entwicklung gefunden werden und das Perigon noch wenig vom gewöhnlichen kelchartigen Charakter verändert hat; sie culminirt in den Thymelaeaceen, denen die Proteaceen hier ebenfalls angeschlossen sind trotz ihrer grossen Abweichung durch die antitepale Stellung der Staminen bei ihnen. Da aber z. B. *Pimelea* unter den Thymelaeaceen mit der Formel P 2 + 2 A 2 ebenfalls ihre Staminen den äusseren Tepalen gegenüber stellt, glauben wir das Proteaceen-Diagramm darauf zurückführen zu dürfen, wenngleich noch genug Besonderheiten übrig bleiben.

Klasse XX: **Hygrobiae.** (Richard, in Erweiterung um zwei Ordnungen.) Blüthen vielfach diklin. Kelch mit dem Germen in der ganzen Länge seines Tubus verwachsen, über demselben in einen kurzen grünen Limbus oder in ein corollinisches, nach 2 + 2 oder 2/5 deckendes Perigon ausgebreitet. Andröceum in den monoklinen Blüthen epigyn, in den diklinen auf dem kurzen Torus inserirt und vom Perigon umringt. Germen unterständig, in der Zahl der Ovarien entsprechende freie Stylen auslaufend (1—4); Samenknospen anatrop.

83. Haloragidineae. (incl. *Gunnereae).* ☿ oder ♂, ♀, apetal oder mit 2, 4 Petalen epigyn auf dem Kelchlimbus. Andröceum monocyklisch den Kelchzipfeln gegenüberstehend, oder dicyklisch, oder auf 1 Stamen reducirt. Germen 1—4fächerig mit ebensoviel freien Stylen, in jedem Fach je eine hängende Samenknospe. Gerader Embryo in der Achse von Endosperm. (Wasserkräuter oder Halbsträucher.)

84. Datiscaceae. ♂, ♀; apetal. ♂: Staminen 3—15. ♀: Unterständiges Germen einfächerig mit (meist 4) parietalen Placenten, und freien meist zweispaltigen Stylen über den Kelchzipfeln. Samenknospen sehr zahlreich. (Holzpflanzen, Kräuter.)

85. Begoniaceae. ♂, ♀; apetal aber mit corollinischem Perigon, in den ♂ Blüthen P 2 oder P 2 + 2, in den ♀ P 5 (selten K 5 C 5 rudimentär). Staminen ∞ Ovarien 3, zu einem unterständigen, geflügelten, dreifächerigen Germen mit ∞ Samenknospen verwachsen; Stylen zweispaltig. (Kräuter, Halbsträucher.)

Klasse XXI: **Daphnoideae.** Blüthen meist monoklin. Kelch vom Germen

frei, seltener dasselbe in einen fleischigen Discus einhüllend und mit diesem zur Frucht auswachsend, meistens ein corollinisches, gamotepales Perigon bildend, 4-spaltig oder 4-zähnig. Andröceum im Perigontubus oder auf dessen gespaltenem Limbus *(Proteaceae)* inserirt. Ovarien meist eins, seltener mehrere (2, 4) synkarp mit gemeinsamem Stylus; Germen oberständig; Samenknospen anatrop oder seltener orthotrop. Samen fast stets ohne Endosperm.

86. Thymelaeaceae. Perigon corollinisch 4—5-spaltig mit ausgebreitetem Limbus. Staminen 2, 4—5 oder 8—10 im Perigontubus inserirt, bei gleicher Zahl mit den Tepalen in Alternanz. Germen frei im Perigon, 1—2 fächerig mit 1—2 hängend-anatropen Samenknospen. Samen meist ohne Endosperm mit nach aufwärts gerichteter Radicula. (Sträucher, selten Kräuter.)

Unterordnungen nach dem Bau der Frucht:

1. *Thymelinae:* Frucht nicht aufspringend, einsamige Nuss oder Beere.
2. *Aquilarinae:* Frucht eine zweisamig-zweiklappige Kapsel; (Anschluss an die Penaeaceen.)

87. Elaeagnaceae. Blüthen ☿ oder ♂, ♀. Perigon und Andröceum wie bei vor.; fleischiger Discus im Perigongrunde, das Germen einschliessend. Germen 1-fächerig mit 1 aufrecht anatropen Samenknospe. Frucht vom fleischig auswachsenden Perigontubus eingeschlossen; Same mit abwärts gerichteter Radicula. (Holzpflanzen.)

88. Penaeaceae. Blüthen ☿. Perigon 4-spaltig, im Schlunde die 4 Staminen in Alternanz inserirt; Discus fehlend. Germen frei im Perigon, vierfächerig mit 1 endständigem Stylus, in den Fächern je 2—4 anatrope Samenknospen. Kapsel vierklappig, durch Abortus meist viersamig. (Sträucher.)

89. Proteaceae. Blüthen ☿ (selten diklin). Perigon 4-blättrig mit klappiger Präfloration, oder gamotepal vierspaltig oder einseitig aufgeschlitzt. Staminen 4 antitepal, tief oder hoch im Perigon inserirt. Germen frei, einfächerig mit 1—2 collateralen oder mehreren Samenknospen. Frucht eine Nuss, Steinbeere oder mehrsamige Balgkapsel. (Holzpflanzen.)

Divisio F. Disciflorae choripetalae.

Perianth dicyklisch (oder in einzelnen Ausnahmen der Klasse XXIV durch Abortus der Corolle monocyklisch), mit mehrspaltigem oder mehrtheiligem Kelch und freien (ausnahmsweise in Klasse XXII mit einander verwachsenen) Petalen. Torus über oder innerhalb des Kelches zu einem Discus verbreitert, an dessen äusserem Rande die Petalen und Staminen, frei vom Kelch, inserirt stehen, und auf dessen Spitze, oder in dem als drüsigen Ring eingesenkt, die Ovarien stehen. Ovarien (2), (3)—(5), selten mehrere, mit einander zu einem oberständigen und grösstentheils nur wenige (häufig 1, 2) Samenknospen in jedem Fach enthaltenden Germen verwachsen, (ausnahmsweise von einander frei: *Connaraceae)*, niemals durch Verwachsung mit dem Kelch ein unterständiges Germen bildend, sehr oft um eine aus dem Discus sich erhebende centrale Achse mit gemeinsamen Stylus stehend.

Diese Disciforen bilden den Uebergang von den Calycifloren zu den Thalamifloren, und sind zu einer Abtheilung von besonderem systematischen Werthe zuerst in BENTHAM u. HOOKER's *Genera plantarum* zusammengestellt. Dort sind vier Abtheilungen aus ihnen gebildet: *Geraniales, Olacales, Celastrales,*

Sapindales, deren Unterscheidung nach meiner und anderer Autoren Ueberzeugung nur künstlich auf die hängende oder aufrechte Insertion der Samenknospen in den Ovarien und die entweder ventrale oder dorsale Lage der Rhaphe derselben gebaut ist. Auch sind einige Ordnungen (wie Linaceen, Humiriaceen, Geraniaceen) hinzugesellt, bei welchen der Discus durchaus nicht entwickelt ist, während er in den hier unter Division F aufgeführten Ordnungen nur ausnahmsweise (Malpighiaceen) zurücktritt. Dadurch würde aber der eigentliche Insertionscharakter dieser Division verloren gehen, da in ihr die Staminen nicht mehr perigyn oder epigyn durch Insertion auf dem Kelche sind, aber auch nicht hypogyn unter dem Germen selbst, sondern perigyn durch den verbreiterten Discus. — Obwohl sich die Division ziemlich natürlich in drei Klassen gliedert, von denen die erste mit den Corollifloren, die zweite mit den choripetalen Thalamifloren, und die dritte durch häufige Diklinie und Abortus der Corolle mit den apetalen Discifloren zusammenhängt, so ist es dennoch schwierig, präcise Charaktere zur Unterscheidung anzugeben, und es mag daher der folgende Typus für die drei Klassen genügen:

Klasse XXII. Blüthen ⊕ ☿. Andröceum monocyklisch. Corolle zuweilen gamopetal. Staminen in einigen Ordnungen antipetal.

Klasse XXIII. Blüthen (↓) oder selten völlig aktinomorph; ☿ oder seltener polygamisch. Andröceum dicyklisch.

Klasse XXIV. Blüthen ⊕, in den vollkommen entwickelten Ordnungen ☿, in den übrigen ♂, ♀ oder polygamisch. Corolle zuweilen abortirend. Andröceum monocyklisch, oder dicyklisch, seltener vielgliedrig und dann monadelph. Blätter vielfach mit ätherischen Oelen, dasselbe in Blüthe und Frucht.

Klasse XXII. **Frangulae.** (Charakter siehe oben.)

90. Olacineae. Andröceum monocyklisch oder dicyklisch, der fruchtbare Cyklus antipetal. Germen einfächerig mit freier Centralplacente, oder 3—4fächerig, mit 1—4hängenden Samenknospen und dorsaler Rhaphe. Embryo in eiweisshaltigem Endosperm. (Holzpflanzen.)

Vielfach abnorme und früher den Santalaceen für verwandt gehaltene Ordnung, welche Bentham und Hooker, vielleicht mit Recht, den Ilicineen anreihen.

91. Ilicineae. Discus wenig entwickelt und nicht unter dem breiten Germen hervortretend. Corolle chori- oder gamopetal am Grunde mit ausgebreitetem Limbus. Andröceum mit der Corolle in Alternanz. Germen 2—mehrfächerig, in jedem Fach eine einzelne hängende Samenknospe. Steinfrucht; Samen mit kleinem Embryo in der Spitze eines reichen Endosperms. (Holzpflanzen.)

92. Chailletiaceae. Discus in Gestalt von 5 hypogynen Drüsen oder eines gelappten Ringes entwickelt. Corolle chori- oder gamopetal. Andröceum mit der Corolle in Alternanz, ebenso mit den 5 Drüsen alternirend, am Kelchgrunde oder auf der Basis der gamopetalen Corolle inserirt. Germen 2—3fächerig, in jedem Fach zwei hängende Samenknospen. Embryo gross, ohne Endosperm, mit aufwärts gerichteter Radicula. (Holzpflanzen.)

93. Salvadoraceae. Discus vierlappig hypogyn, klein. Corolle gamopetal, Andröceum mit ihr in Alternanz an ihrem Grunde inserirt. Germen zweifächerig, in jedem Fach 1—2 aufsteigende Samenknospen. Beere, 1—4samig; Samen ohne Endosperm, Radicula abwärts gerichtet. (Holzpflanzen.) (Vergleiche oben pag. 376.)

94. Celastraceae. Discus fleischig, ring-oder kreisförmig, den Grund

des Kelches überdeckend und das Germen im Grunde umschliessend. Corolle und das mit ihr alternirende Andröceum am Rande des Discus inserirt. Germen 1—5 fächerig, mit in der Regel je 2 collateralen, aufsteigenden Samenknospen mit ventraler Rhaphe. Embryo in der Achse eines reichen albuminosen Endosperms. (Abweichende Unterordnung: *Hippocratinae.)* (Holzpflanzen.)

95. Rhamnaceae. Discus stark entwickelt, perigyn und den Kelchtubus nach Art der Calycifloren auskleidend. Petalen (4—5) und die ihnen gegenüberstehenden (nicht alternirenden) Staminen hoch perigyn auf dem Rande des Discus (nicht auf dem Kelchrande!) inserirt. Germen in den Discus eingesenkt 2—4 fächerig, Fächer in der Regel mit einer einzelnen aufrechten Samenknospe. Frucht durch Verwachsung mit dem Discus nachher vielfach scheinbar unterständig; Embryo gross mit wenig Endosperm. (Holzpflanzen.)

96. Vitideae. Discus wie bei den Celastraceen. Petalen (4—5) und die ihnen gegenüberstehenden Staminen perigyn auf dem Rande des Discus. Germen frei meist zweifächerig, in den Fächern je 2 collaterale (oder je 1) aufsteigende Samenknospen. Beerenfrüchte; Embryo sehr klein am Grunde von reichem Endosperm. (Holzpflanzen mit kletternden Stengeln und in der Regel blattgegenständigen Ranken.)

Klasse XXIII. **Aesculi.** (Charakter siehe oben.)

97. Sapindaceae. Discus fleischig, hypogyn und unter dem Germen mehr oder weniger hervortretend, den Kelchgrund auskleidend oder frei von ihm. Blüthen zygomorph, sowohl in der Ungleichheit der Sepalen als Petalen und häufiger Anisomerie des Andröceums. Corolle (zuweilen abortirend) und die meist doppelte Anzahl von Staminen am Rande des Discus inserirt, einzelne Glieder durch die Zygomorphie häufig unterdrückt, häufig A8. Germen 2—3 fächerig, je 1—2 Samenknospen in den Fächern. Embryo gekrümmt, ohne Endosperm. (Bäume oder Sträucher.)

Unterordnungen, vielfach als eigene Ordnungen betrachtet:

1. *Acerinae:* Germen zweilappig, Fächer mit zwei hängenden Samenknospen, Blätter gegenständig.
2. *Hippocastanae:* Germen dreifächerig, Fächer mit 2 Samenknospen; Kapsel durch Abortus oft einsamig. Blätter gegenständig, zusammengesetzt.
3. *Sapindinae:* Germen dreifächerig, Fächer mit einer Samenknospe; Frucht meistens mehrfächerig. Blätter abwechselnd, zusammengesetzt.
4. *Melianthinae:* Staminen 4, ungleich im Innern des Discus inserirt; Germen vierfächerig mit 2—4 Samenknospen in jedem Fach. Blätter abwechselnd, mit Nebenblättern.
5. *Staphylinae:* Blüthen regelmässig, Staminen 5, Ovarien 2—3, mehreiig in den Fächern; Blätter gegenständig. Die *Staphylinae* schliessen durch ihr monocyklisches Andröceum und die Aktinomorphie an die Celastraceen der vorigen Klasse, die *Sapindinae* etc. durch ihre Zygomorphie an die Polygalaceen unter den Thalamifloren an.

98. Malpighiaceae. Discus wenig entwickelt. Blüthen mit wenig hervortretender Zygomorphie, meist nach K5 C5 A5 + 5 G(3). Sepalen alle, oder 4 oder 3 mit je zwei Drüsen auf der Aussenseite; Staminen häufig theilweise unfruchtbar, oder die antipetalen in allen oder in mehreren Gliedern fehlend. Germen dreifächerig, mit je einer einzelnen wenig gekrümmten Samenknospe in den Fächern. Embryo gerade oder gekrümmt. (Holzpflanzen mit gegenständigen Blättern.)

99. Erythroxylaceae. Discus extrastaminal, mit den Filamenten ver-

wachsen und wenig hervortretend. Blüthen aktinomorph nach K5 C5 A(5+5) G(3). Andröceum vom Discus aufwärts monadelph, die antipetalen kürzer. Im Germen meist nur ein Fach fruchtbar mit 1—2 hängenden Samenknospen. (Holzpflanzen mit abwechselnd gestellten, stipulirten Blättern.)

Stellung dieser Ordnung hier und Schilderung des Discus nach EICHLER, Blüthendiagr. II. 343. Anschluss an die Tremandraceen und anderen Ordnungen der *Polygaloideae*, pag. 398.

Klasse XXIV. **Terebinthinae.** (Charakter s. oben.)

Diese Klasse bildet drei, innig unter sich zusammenhängende, aber doch in ihren Typen gut verschiedene Abtheilungen:

a) Blüthen ☿ vollständig, Andröceum dicyklisch oder polyandrisch monadelph: *Meliaceae, Citraceae.*

b) Blüthen ☿ vollständig, nur ausnahmsweise apetal. Andröceum dicyklisch oder monocyklisch; Filamente getrennt: *Zygophyllaceae, Rutaceae, Connaraceae, Burseraceae, Ochnaceae.*

c) Blüthen ♂, ♀ oder polygamisch, vollständig oder durch Abortus der Corolle monochlamydeisch: *Simarubaceae, Anacardiaceae, Zanthoxylaceae.*

Die Charaktere aller dieser Ordnungen, besonders auf die Beschaffenheit der Ovarien begründet, greifen alle so in einander ein, dass sichere Grenzen zwischen ihnen bis jetzt nicht gefunden sind und sie als Glieder einer grossen Verwandtschaftsreihe erscheinen. Werden die Ordnungen aber zu stark zusammengezogen, so treten sie unbestimmt in das System ein.

100. Meliaceae. ☿ Discus stark entwickelt, die Basis des Germen als Ring oder Becher umgebend, an seinem äusseren Rande Corolle und Andröceum tragend. Staminen 8 oder 10 (selten mehr), in ein gemeinsames Rohr mit den Filamenten verwachsen. Germen 3—5-fächerig, in den Fächern 2—∞ Samenknospen. Steinfrucht oder Kapsel; Embryo mit kurzer Radicula; Endosperm fehlt oder vorhanden. (Bäume, Sträucher.)

101. Citraceae (*Aurantiaceae* der Autoren.) ☿ Discus als breite Scheibe das Germen tragend, ausserhalb Corolle und Andröceum. Staminen 10—∞ mit freien, oder häufiger verwachsenen Filamenten. Germen 5—mehrfächerig, in den Fächern je 1, 2 oder zahlreiche zweireihige Samenknospen central befestigt. Beerenfrucht; Embryo gerade, ohne Endosperm. (Bäume, Sträucher.)

102. Zygophyllaceae. ☿ Discus hypogyn, seltener kaum entwickelt. Kn Cn A || n+n G(n), worin n meist 5 ist; Andröceum obdiplostemon, am Grunde der Filamente Drüsen oder Schuppen tragend. Ovarien der Corolle isomer bis zum Stylus verwachsen, in den Fächern mit 2—∞ Samenknospen. Fruchtfächer durch Abortus meist einsamig; Embryo im Endosperm. (Holzpflanzen oder Kräuter; Blätter gegenständig, zusammengesetzt mit Nebenblättern, ohne ätherische Oeldrüsen.)

103. Rutaceae. ☿ Discus stark entwickelt, gewöhnlich als Gynophor emporgehoben und das Germen tragend. Kn Cn A || n+n G(2) bis (n); Andröceum obdiplostemon, seltener mono- oder tricyklisch, mit der Corolle am Grunde des Gynophors inserirt. Germen synkarp, der Zahl der Ovarien entsprechend tief gelappt und im Innern gefächert, mit mehreren central befestigten Samenknospen in den Fächern. (Stauden, Halbsträucher, Sträucher mit abwechselnden, ätherisches Oel enthaltenden Blättern.)

Unterordnungen nach dem Bau der Frucht:

1. *Rutinae.* Endokarp der Carpelle mit dem Mesokarp zusammenhängend. Samenknospen 3, 4 oder ∞ in den Fächern; Embryo gekrümmt im albuminosen Endosperm.
2. *Diosminae.* Endokarp der Carpelle vom Mesokarp elastisch abspringend. Samenknospen 2 in den Fächern; Embryo gerade, mit oder ohne Endosperm.

104. Connaraceae. ☿ Discus schwach oder fehlend, Insertion peri- oder fast hypogyn. Kelch 5spaltig oder 4—5theilig; C5 A5 oder 5 + 5 mit kleinerem antipetalen Cyklus. Ovarien 5 (oder seltener durch Abortus 1—3) getrennt, einfächerig, in jedem je zwei collaterale ansteigende orthotrope Samenknospen. Carpelle meist durch Abortus einsamig; Embryo mit aufwärts gerichteter Radicula und grossen Kotyledonen, ohne Endosperm. (Bäume, Sträucher.)

Anschluss an die Leguminosen, sobald die Mehrzahl der Ovarien verkümmert; abweichender Bau der Samenknospe.

105. Burseraceae. ☿. Discus stark entwickelt. Kelch 3—5theilig, C ebensoviel, A in gleicher oder doppelter Anzahl. Germen dem ring- oder becherförmigen Discus inserirt, äusserlich ungetheilt, im Innern 3—5fächerig; je 2 Samenknospen in den Fächern hängend, Mikropyle aufwärts gerichtet, Rhaphe ventral. Kotyledonen im Samen gefaltet; kein Endosperm. (Bäume, Sträucher.)

106. Simarubaceae. ♂, ♀ oder polygam. Discus hypogyn. Typus der Rutaceen, aber je eine Samenknospe in den Fächern. Frucht eine Steinbeere, Kapsel, Flügelfrucht; Embryo gerade oder gekrümmt. Blätter abwechselnd, ohne ätherische Oellücken.

107. Anacardiaceae. ♂, ♀ oder polygam. Discus ringförmig. Cn dem Discus inserirt (selten abortirend); An oder n + n. Germen einfächerig mit 2—3spaltigem Stylus (selten 2—5fächerig); Samenknospe einzeln im Fach, vom Nabelstrang hängend oder aufrecht, apotrop. Steinbeere oder Nuss; Radicula gekrümmt, kein Endosperm. (Bäume, Sträucher).

108. Zanthoxylaceae. ♂, ♀ oder polygam. Discus ringförmig. Cn dem Discus inserirt (selten abortirend: *Zanthoxylum*); An oder n + n; Gn oder durch Abortus weniger, getrennt oder ein mehrfächeriges Germen bildend. Samenknospen je 2 in den Fächern. Embryo in albuminosem Endosperm, gerade oder leicht gekrümmt. (Holzpflanzen).

Divisio G. Disciflorae diclini-apetalae.

Blüthen sehr selten vollkommen und dann vom Charakter der choripetalen Discifloren (F), in der Regel durch Abortus apetal und diklin. Perianth selten dicyklisch, häufig ein glockiges oder aus freien (3—5) Kelchblättern bestehendes Perigon, oft ganz abortirend und durch Bracteen in seinen Functionen ersetzt. Discus in mannigfacher Ausbildung, von becherartiger, scheibenförmiger oder ringförmiger Gestalt, in den reducirten Blüthen ebenfalls geschwunden und auf einen stielartigen Ansatz beschränkt; bracteale Drüsen in den Inflorescenzen der nackten Blüthen. Andröceum in 1—∞ Gliedern. Gynäceum aus 2 (meist 3) bis vielen Ovarien synkarp und gefächert, mit je 1 oder 2 anatropen Samenknospen aus der centralen Achse entspringend; Stylen oder Stigmen frei; Germen stets vom Discus, wo er vorhanden ist, frei und oberständig.

Vergleiche die ausführlichen oben (pag. 352) gemachten Auseinandersetzungen über die Perigonbildungen, Blüthenreduction und Inflorescenzbildung aus reducirten Blüthen bei der hauptsächlichsten Ordnung dieser Division, den Euphorbiaceen. Die Stackhousiaceen sind wegen ihres engen Anschlusses an die Euphorbiaceen, gewissermassen zur Befestigung von deren systematischer Stellung

unter den Disciflоren, mit hierher gestellt; hinsichtlich ihrer normalen Blüthenbildung haben sie sonst ihren Platz in der vorigen Division neben den Celastraceen).

Einzige Klasse dieser Division:

Klasse XXV: **Tricoccae.** Blüthen aktinomorph. Früchte vorherrschend kapselartig, die Kapseln äusserlich die 3 ein-, seltener zweisamigen Fächer (»Coccen«) zeigend, seltener aus 2 oder vielen Carpellen gebildet vielkörnig, mit elastischem Aufspringen. Samen mit albuminosem Endosperm und geradem oder leicht gekrümmtem Embryo.

109. Stackhousiaceae. Blüthen vollständig mit K 5 C 5 A 5 G (3) bis (5). Corolle und das mit ihr alternirende Andröceum dem Kelchrande inserirt, mit dem Grunde der Petalen in einen Tubus verwachsen. Germen frei, sitzend, 3- bis 5-lappig und im Innern gefächert, mit je einer einzelnen anatropen aus dem Grunde aufsteigenden Samenknospe. Frucht in 3—5 trockne, von der Mittelsäule sich ablösende einsamige Körner zerfallend; Radicula abwärts gerichtet. (Stauden oder Halbsträucher.)

110. Euphorbiaceae. (Vergl. Fig. 19 auf pag. 314, Fig. 26, 27, 28 auf pag. 352—354) Blüthen diklin. Perianth nur selten dicyklisch mit K 5 C 5 Discus ♂, ♀ (Fig. 19!); häufig monocyklisch mit 3- bis 5blättrigem Kelch, oder mit corollinisch gefärbtem röhrigen Perigon (Fig. 26, 27); oder ganz fehlend, in welchem Falle die nackten Blüthen zu kopfartigen Inflorescenzen vereinigt und von Hochblättern cyklisch umschlossen sind (Fig. 28!). Discus in Gestalt, Grösse, Stellung wechselnd, oder abortirend. Staminen 5, verwachsen oder getrennt, oder 3, durch Reduction 1, oder noch häufiger (5+5) bis ∞ mit einfachen oder verzweigten Gliedern (Fig. 27!). Ovarien am häufigsten (3), seltener (2) oder (5) bis (∞), gefächert und um centrale Achse gestellt, mit einem der Fächerzahl entsprechend in 3—∞ Aeste getheilten Stylus, in den Fächern je 1 oder 2 central befestigte hängende Samenknospen. Frucht in meist 3 trockne, sich von der Mittelsäule ablösende zweiklappige Körner zerfallend; Radicula aufwärts gerichtet. (Bäume, Sträucher, Kräuter, vielfach succulent, in der Mehrzahl der Tribus mit Milchsaft und abwechselnden Blättern.)

111. Empetraceae. Blüthen diklin. ♂: K 3 C 3 A 3, K und C einander gleichartig perigonbildend. ♀: Perigon wie im anderen Geschlechte; Staminen unfruchtbar oder fehlend; Germen 3—9fächerig mit breitem, vielstrahlig zerschlitzten Stigma, auf einem fleischigen Discus stehend. Steinbeere, in der Fachzahl entsprechende einsamige Körner zerfallend; Radicula abwärts gegerichtet. (Halbsträucher vom Habitus der Ericaceen.)

112. Callitrichaceae. Blüthen diklin, nackt und mit rudimentärer, aus 2 fleischigen, kleine Hörner bildenden gegenständigen Blättchen bestehender Hülle. ♂: ein einzelnes Stamen (selten 2); ♀: ein zweifächeriges Germen, in den Fächern je 2 hängende Samenknospen. Frucht viersamig, nicht aufspringend. (Wasserkräuter mit gegenständigen Blättern.)

Divisio H. Cyclospermae.

Blüthen vollständig mit K, C, A, G und alsdann mit calyciflorer oder häufiger thalamiflorer Insertion; oder durch Abortus der Corolle apetal mit einem Perigon vom normalen Kelchcharakter, seltener von corollinischer Beschaffenheit gamotepal und im Tubus das Andröceum einschliessend *(Nyctagineae)*; endlich auch in einzelnen

Gattungen durch Abortus des einen Geschlechtes in den Perigonblüthen diklin. Androeceum die einfache oder doppelte Anzahl der Kelchblätter (ausnahmsweise mehr), hypogyn, oder perigyn auf dem Kelchrande oder einem das Germen umgebenden Discus. Germen aus (2), oder (3) bis (5) (seltener mehreren) Ovarien synkarp oberständig, einfächerig mit einer frei aus dem Torus sich erhebenden centralen reihenweis von Samenknospen überdeckten gemeinsamen Placente, oder einfächerig mit wenigen aus dem Grunde central entspringenden Samenknospen, oder einfächerig mit einer einzigen aus dem Grunde aufsteigenden Samenknospe; Samenknospen campylotrop, äusserlich meistens gerundet und flach. Embryo der Form der Samenknospe entsprechend peripherisch im Samen, in einem halben oder ganzen Kreise, in einem Hufeisen oder Spirale gekrümmt und dabei im Innern des Samens Raum für stärkemehlhaltiges Perisperm übrig lassend.

Die Form der Samenknospen und die daraus sich herleitende Form des Samens mit dem aussen am Rande um das Perisperm gekrümmt liegenden, seltener wie bei den Nyctagineen nur zusammengebogenen Embryo, bei dem auch die Kotyledonen in der Regel wie schmale Bänder zusammengelegt sind und die Kreisrichtung der Radicula fortsetzen, bildet zusammen mit der centralen Placentation den eigentlichen Charakter dieser Division, welche sonst theilweise den Calycifloren, theilweise den Thalamifloren, theilweise endlich den isomeren Apetalen angehören würde und diese Gruppen, wie oben (pag. 354 bis 359) ausführlich besprochen wurde, als intermediärer Typus eigenen Charakters verbindet. Die 8 hier zusammengefassten Ordnungen sind, mit einziger Ausnahme vielleicht der Nyctagineen, so innig verwandt, dass an der Natürlichkeit dieser Division kein Zweifel besteht. Die erste Ordnung Aizoaceen schliesst übrigens eng an die Ordnung Mesembryaceae unter der XVIII. Klasse an und enthält noch als Ausnahme einige Glieder (die Tribus der Mollugineen) mit 2—4-fächerigem Germen; die sonst mit den Aizoaceen zu einer Ordnung verbundene Gattung *Portulaca* u. a. muss wegen eines unterständigen Germens und zahlreicher Staminen mit epigyner Insertion den Mesembryaceen selbst zugerechnet werden. — Ausserdem ist die Einfächerigkeit auch bei den Phytolacceen nicht gewahrt, wo die einzelnen Ovarien um die centrale Placente ohne Schwinden ihrer Zwischenwände gestellt sind. Von diesen Fällen abgesehen, giebt es keine Ordnungen, welche die freie centrale Placentation im Germen mit Campylotropie der Samenknospen verbinden; nur bei den Urticaceen sind noch ähnliche Verhältnisse vorhanden wie bei den einsamigen Caryophyllen: wenn aber bei jenen die Samenknospe central aus dem Grunde aufsteigt, ist sie orthotrop und der Embryo gerade antitrop; gekrümmte Embryonen entspringen bei den Urticaceen aus hängenden oder der Germenwand angewachsenen Samenknospen. — Einzige Klasse dieser Division:

Klasse XXVI.: **Caryophylli.** *(Caryophyllinae* Bartling, Ord. nat. pag. 295). Blüthen aktinomorph.

113. Aizoaceae. ☿ apetal, seltener C3—5. Staminen in gleicher oder doppelter Anzahl, hypogyn, perigyn, oder auf dem Grunde der Petalen inserirt (s. Fig. 32 auf pag. 357!) Germen einfächerig *(Calandrinieae)* mit 3—∞ Samenknospen. (Kräuter oder niedere Sträucher.)

Ordnung von etwas unbestimmtem Charakter, als theilweise künstliches Zwischenglied

zwischen den Calycifloren und zwar hier den Mesembryaceen einerseits, und den perigynischen und apetalen Caryophyllen andererseits.

? 114. Nyctagineae. (Vergl. Fig. 21. auf pag. 318!) ☿ mit corollinischem lang röhrig verwachsenen Perigon. Andröceum 5—vielgliedrig, hypogyn. Germen einfächerig mit einzelner aus dem Grunde aufsteigender Samenknospe, und endständigem einfachen Stylus. Achänium im auswachsenden Perigontubus eingeschlossen. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

Sehr merkwürdige, hier nur mit Zweifel zu den Caryophyllen gebrachte Ordnung, welche Verwandtschaft mit den Phytolacceen, Thelygoneen und dadurch den einsamigen Caryophyllen ächten Charakters zeigt, und auch sonst nirgends einen sicheren Platz im System erhalten könnte.

115. Phytolaccaceae. ☿ apetal (seltener C 4—5) mit 4—5-gliedrigem, oft corollinisch gefärbten Kelch. Staminen in gleicher, doppelter (oder grösserer) Zahl, hypogyn am Grunde eines Discus. Ovarien mehrere (oder durch Abortus 1, excentrisch) cyklisch um eine Mittelsäule gestellt mit je einer Samenknospe in den Fächern. Frucht oft fleischig. (Kräuter, Halbsträucher mit meist abwechselnden Blättern.)

116. Thelygonaceae. (Cynocrambeae der Autoren.) ♂, ♀ apetal. Perigon der ♀ Blüthe excentrisch; Ovar 1, einfächerig mit einer Samenknospe und seitlichem Stylus.

Ueber den Aufbau und die Verwandtschaft vergl. Eichler, Blüthendiagramme Bd. II. pag. 93—99.

117. Dianthaceae. Vergl. Fig. 29, auf pag. 355.) ☿ Kn Cn, An oder An + n, G(2) bis (n). Andröceum hypogyn. Germen einfächerig mit freien, der Zahl der verwachsenen Ovarien entsprechenden Stylen, im Innern eine mit ∞ Samenknospen besetzte freie Centralplacente tragend (s. Fig. 30 auf pag. 356), oder viele central an langen Nabelsträngen entspringende Samenknospen. (Kräuter, seltener Halbsträucher mit gegenständigen Blättern.)

Folgende Tribus gelten vielfach als eigene Ordnungen:

Sileneae. Kelch gamosepal; Petalen lang genagelt. Staminen meist n + n-zählig.

Alsineae und *Polycarpeae.* Kelch chorisepal; Petalen sternförmig ausstrahlend. Staminen meist n-zählig.

118. Paronychiaceae. ☿, häufig apetal. Typus der Dianthaceen, aber Andröceum perigyn auf dem Kelchrande, und Germen einfächerig einsamig mit 2-theiligem Stylus. (Kräuter, niedere Halbsträucher mit gegenständigen oder gequirlten Blättern und trockenhäutigen Nebenblättern.)

119. Salsolaceae. *(Chenopodiaceae* der Autoren; vergl. Fig. 33 auf pag. 358) ☿ oder ♂, ♀; apetal mit kelchartigem, nach der Befruchtung stehenbleibendem und oft auswachsendem Perigon. Staminen dem Kelch gleichzählig oder durch Abortus weniger, antisepal am Rande des Germen inserirt. Germen einfächerig mit einer vom Grunde gerade aufsteigenden oder an längerem Nabelstrang getragenen Samenknospe. (Kräuter, seltener Holzpflanzen, mit meist abwechselnd gestellten Blättern.)

120. Amarantaceae. ☿ oder selten ♂, ♀; apetal mit trockenhäutigem, nach der Befruchtung stehen bleibendem, freiblättrigem Perigon. Staminen hypogyn; im übrigen A und G vom Typus der Salsolaceen.

Divisio J. Chlamydoblastae.

(Bartling, Ord. nat. pag. 77.)

Blüthen stets vollständig mit K, C, A, G in alternirenden Cyklen, oder noch häufiger in fortlaufender Spirale zwischen Corolle und Andröceum, mit thalamiflorer oder durch Auswölbung des Torus zu einem hohlen, dem Germen angewachsenen Becher peri- oder epigyner Insertion; Corolle aus freien, mit dem Andröceum die Insertion theilenden Petalen; ausnahmsweise gamopetal mit epipetalem Andröceum. Germen entweder in den Torus eingesenkt und durch dessen Uebergreifen unterständig, synkarp, oder frei und oberständig synkarp oder apokarp. Samenknospen anatrop, sich zu Samen entwickelnd, deren Embryo im Endosperm und fleischig gewordenen Embryosack am früheren Mikropylenende liegt, während der Rest des Nucleus sich zu einem Perisperm mit stärkemehlhaltigem Nahrungsgewebe umbildet; (bei den Nelumbiaceen ist ein makroblaster, mehlhaltiger Embryo ohne äusseres Nahrungsgewebe im Samen.)

Aus Gründen des Samenbaues, mit welchem mehrere für die thalamifloren Choripetalen ungewohnte Abweichungen zusammengehen, namentlich auch ein gelegentlich ganz unterständiges Germen, ist diese Division abgetrennt, welche nur auf einer Klasse beruht. Sie ist aber zugleich benutzt, um im Anhang die ganz abnorme Klasse der parasitischen und sowohl im äusseren Ansehen als in der Samenknospen- und Embryosack-Entwicklung merkwürdig abweichenden Hysterophyten einzuschalten, von denen Bartling mehrere Ordnungen, zumal die Aristolochiaceen, neben unzugehörigen als *Chlamydoblasta* mit den Nymphaeaceen verbunden hatte.

Klasse XXVII. **Hydropeltides.** Pflanzen autotroph mit untergetauchten, schwimmenden oder über Wasser sich erhebenden grossen, herzförmigen oder schildförmigen grünen Blättern und vollständigen, durch Grösse und Zahl der Petalen vielfach ausgezeichneten Blüthen, in Insertion und spiroidischem Aufbau von Corolle und Andröceum an Magnoliaceen, im Germenbau — abgesehen von den Samen—an Papaveraceen sich anschliessend.

121. Nymphaeaceae. K4—6 C∞ A∞ G(∞). Corolle und Andröceum spiroidisch in einander übergehend; Germen synkarp vielfächerig ober-, halb oder ganz unterständig mit zahlreichen, an den Scheidewänden befestigten Samenknospen. Samen mit doppeltem Nahrungsgewebe. (Blätter schwimmend.)

122. Cabombaceae. K3—4 C3—4 A6—18 G2—4 selten 6—18. Kelch und Corolle in alternirenden Cyklen. Ovarien frei (apokarp) auf der Spitze des Torus, jedes 2—3 hängende Samenknospen enthaltend. Samen mit doppeltem Nahrungsgewebe. (Blätter theils untergetaucht, theils schwimmend.)

123. Nelumbiaceae. K4—5 C∞ A∞ G∞. Corolle und Andröceum spiroidisch in einander übergehend. Ovarien unter sich frei, in den verkehrtkegelförmig erweiterten Torus eingesenkt und dort zu einsamigen Nüssen reifend. Samen ohne Nahrungsgewebe. (Blätter erst schwimmend, dann über Wasser sich erhebend.)

Anhang.

Klasse XXVIII. **Hysterophyta.** Pflanzen parasitisch auf Holzstämmen oder Wurzeln, ganz blattlos oder mit bleichen, wenig assimilirenden Blättern; nur die erste Ordnung autotroph. Blüthen unvollständig, mit corollinischem

oder kelchartigem Perigon und häufig diklin; Perigon röhrig oder freiblättrig, P3—∞ cyklisch oder spiroid, an seinem Grunde dem Germen angewachsen oder frei von ihm. Samenknospen anatrop mit Integumenten, oder nackt aus einer Centralplacente hervortretend, oder in dieser Centralplacente eingeschlossen und nur durch den Embryosack ausgezeichnet.

a) Perigon oberständig, häufig zygomorph. Pflanzen autotroph, mit chlorophyllgrünen Assimilationsblättern: *Serpentariae.* (Ordnung 124.)

b) Perigon aktinomorph. Pflanzen parasitisch, mit bleichgrünen Blättern oder chlorophylllosen, rudimentären Blattschuppen, oder aus einzelnen gestielten Blüthen bestehend: *Rhizantheae* (Ordnung 125—128.)

124. Aristolochiaceae. ☿ Perigon gamotepal oberständig, aktinomorph oder zygomorph. Staminen epigyn oder gynandrisch durch Insertion an der Basis der Stylen. Germen unterständig, mit vollständigen oder unvollständigen Scheidewänden; Samenknospen anatrop mit Integument. (Kräuter oder schlingende Sträucher mit zerstreuten, grünen Blättern.)

125. Rafflesiaceae. ♂, ♀ oder seltener ☿ *(Hydnoreae).* Perigon 3—4- oder 5—10-spaltig, ober- oder unterständig. Antheren ∞ in verschiedener Insertion und Verwachsung. Germen mit mehreren im Grunde zusammenfliessenden Fächern, die orthotropen oder schwach gekrümmten Samenknospen in der ganzen Höhlung zerstreut oder an besonderen Placenten. (Chlorophyllfreie Parasiten auf Wurzelhölzern.)

126. Loranthaceae. ♂, ♀ (selten ☿). Perigon aus 3—6 freien oder verwachsenen Blättern, klappig. Andröceum gleichzählig, antitepal. Germen unterständig mit mehreren nackten, in die Centralplacente eingesenkten Samenknospen. (Bleichgrüne Sträucher, parasitisch auf anderen Hölzern.)

127. Santalaceae. ☿, seltener polygamisch-diklin. Perigon mit 3—5-spaltigem Limbus, im Tubus das antitepale Andröceum inserirend. Germen unterständig mit freier Centralplacente, aus der 2—5 hängende nackte Samenknospen hervortreten. (Bleichgrüne Kräuter oder Holzpflanzen, Wurzelparasiten.)

128. Balanophoraceae. ♂, ♀. Blüthen zu dichten Aehren vereinigt. Perigon meist 3 (3—6-) spaltig. Andröceum antitepal A 3, frei oder monadelph, zuweilen nur A 1. Germen unterständig mit einzelner im Fache hängender Samenknospe. (Chlorophyllfreie Parasiten auf Wurzeln.)

Divisio K. Thalamiflorae choripetalae.

Blüthen monoklin, nur ausnahmsweise durch Abortus diklin. Perianth dicyklisch, in abnehmender Häufigkeit 5- oder 4 oder-3gliederig, selten spiroidisch (Klasse XXXV), aktinomorph oder zygomorph. Kelch freiblätterig vom Torus ausstrahlend oder seltener an der Basis gamosepal, klappig oder sich deckend, in der Mehrzahl der Ordnungen vor oder nach der Befruchtung abfallend; kein Discus innerhalb des Kelches zur Staminalinsertion vorhanden (Ausnahme: *Polygalaceae* zuw., *Tamariscineae.)* Corolle in begrenzter (5, 4, 3) oder seltener unbegrenzter Anzahl der Petalen, freiblätterig vom Torus ausstrahlend. Andröceum in 3—∞ Gliedern monocyklisch — polycyklisch oder spiroidisch, mit getrennten oder seltener verwachsenen Filamenten. Ovarien 1—∞, oft der Corolle isomer, oft weniger, oft mehr und dann cyklisch oder spiroidisch angeordnet, apokarp oder synkarp; im Falle

der Synkarpie ist das Germen stets oberständig. Samenknospen anatrop. — Blätter fast niemals gegenständig.

Dies ist die grösste aller Divisionen, ausgezeichnet durch Vollständigkeit der Blüthe mit richtig durchgeführter thalamiflorer Insertion, welche in 7 Klassen 42 Ordnungen von oft recht ähnlichem und sich wechselseitig vertretendem Bau aufweist. Die sieben Klassen stellen auch hier ziemlich natürliche Centren dar, obwohl ihre Grenzen nicht so scharf sind, dass nicht über die Zugehörigkeit der einen oder andern Ordnung zu dieser oder jener Klasse, oder über die Anordnung der Klassen überhaupt Zweifel obwalten könnten. Fassen wir nur die normale Ausprägung in das Auge, so ergeben sich als Unterschiede dieser Klassen folgende Charaktere:

a) Blüthen 5- oder 4-gliedrig (auch 2-gliedrig); Kelch und Corolle in alternirenden Cyklen. Ovarien synkarp.

§ Germen durch die zur Centralplacente hinlaufenden eingeschlagenen Ovarränder vollständig gefächert; Carpelle häufig 1—wenigsamig.

* Blüthen (↓) oder seltener ⊕; Germen in 4- oder 5-gliedrigem Perianth aus 2 Ovarien synkarp; Andröceum aus 4, 5 oder 8, 10 Gliedern: Klasse XXIX.

** Blüthen (↓) oder ⊕; Kelch sich deckend; Ovarien der Corolle isomer, seltener (3), antipetal (excl. *Limnantheae)*; A 4, 5 oder 8, 10 obdiplostemon: Klasse XXX.

*** Blüthen ⊕; Ovarien der Corolle isomer, seltener (∞), anti- oder alternipetal; A ∞ oder monadelph; Kelch mit klappiger Präfloration: Klasse XXXI.

§§ Germen durch die bis gegen die Mitte hin ohne Anschluss an einander vorspringenden Ovarränder unvollständig oder weniger häufig vollständig gefächert; Samenknospen an dicken Placenten aus dem Centrum gegen die Aussenwände hin gerichtet, meistens sehr zahlreich. Andröceum oft vielgliedrig, mona- bis polyadelph; Kelch mit sich deckender Präfloration: Klasse XXXII.

§§§ Germen einfächerig mit an den Ovarrändern selbst hinlaufenden, selten weiter gegen die Mitte hin vorspringenden parietalen Placenten, (bei den Brassicaceen durch falsche Scheidewand ohne centrale Placentation zweifächerig!)

* Perianth 5 gliederig: Klasse XXXIII.

** Perianth 2- und 4 gliedrig: Klasse XXXIV.

b) Blüthen 3-gliedrig mit alternirenden Cyklen, oder mit spiroidisch gestelltem Perianth; A 3—∞. G 1—∞ mit apokarpen Ovarien: Klasse XXXV.

Klasse XXIX: **Polygaloideae.** (BENTHAM u. HOOKER in *Consp. ad Genera plantar.*, Bd. I, pag. VIII.) Kelch und Corolle 5-gliedrig; durch häufige Zygomorphie der Blüthe oft ein oder zwei Glieder jedes Cyklus unterdrückt. Andröceum isostemon oder diplostemon mit ebenfalls nicht selten unterdrückten einzelnen Gliedern. Ovarien (2), sehr selten mehr, ein vollständig zweifächeriges Germen bildend; Samenknospen einzeln, oder zwei collaterale (seltener mehr) hängend. Samen meist mit Endosperm; Radicula des Embryo aufwärts gerichtet.

Da bei dieser Klasse, bei einigen Polygaleen selbst, noch ein schwacher Discus entwickelt ist und die übrigen Blüthencharaktere vielfache Uebereinstimmung mit den Erythroxyleen und Malpighiaceen zeigen, so ist hier ein directer Anschluss der Discifloren (Klasse XXIII Aesculi) an die Thalamifloren vorhanden.

129. Polygalaceae. (↓) Sepalen ungleich; Petalen ungleich: das unpaare median nach vorn (von der Achse abgewendet), zwei seitliche oft unterdrückt. A4 oder 5, oder 8 durch Abortus von zwei Gliedern, mit monadelphen oder diadelphen Filamenten. Discus fehlend oder klein, einseitig. Meist eine hängende Samenknospe im Fach. (Kräuter, Halbsträucher, Sträucher.)

130. Vochysiaceae. Blüthen schräg (↓). Ein Sepalum gespornt; Petalen ziemlich gleich. Vom Andröceum nur ein Glied fruchtbar. Ovarien $(\underline{3})$. Samen ohne Endosperm, Kotyledonen gerollt. (Bäume, Sträucher.)

131. Trigoniaceae. Blüthen schräg (↓). Kelch ungespornt, ein Petalum gespornt. Samen mit Endosperm; Kotyledonen flach. (Holzpflanzen.)

132. Tremandraceae. Blüthen ⊕, im übrigen vom Typus der Polygalaceen mit Hinweglassung der Zygomorphie: K4 C4 A4 + 4 G$(\underline{2})$; Staminen paarweise antipetal mit freien Filamenten. (Niedere Sträucher.)

133. Pittosporaceae. Blüthen ⊕ nach K5 C5 A5 G$(\underline{2})$; Germen mit einfachem Stylus; Samenknospen zweireihig, horizontal abstehend; reiches Endosperm im Samen. (Bäume, Sträucher).

Ordnung von zweifelhafter Stellung, vielfach den Celastraceen zugesellt, von denen sie der abfällige Kelch und der Mangel des Discus entfernt.

Klasse XXX: **Gruinales.** (Bartling, *Ordines natur.* pag. 226, excl. Ampelideae-Meliaceae). Kelch und Corolle 5-gliedrig, aktinomorph oder zygomorph gebaut und in den zygomorphen Blüthen zuweilen in einzelnen Gliedern unterdrückt; Kelch mit sich deckender und Corolle meist mit gedrehter Präfloration. Andröceum isostemon oder obdiplostemon in vollständigen Cyklen (bei Ordnung 137 mit A8 an Stelle von A10); zwischen den Filamenten ausserhalb am Grunde der antisepalen Glieder ein mit der Corolle alternirender Drüsenkranz, seltener fehlend. Ovarien $(\underline{5})$ oder seltener durch Abortus weniger, im Falle der Isomerie mit der Corolle antipetal gestellt (bei Ordn. 139 alternipetal), im geschlossenen Cyklus um eine Mittelsäule stehend und an ihren Innenwinkeln meist 1—2, seltener mehrere Samenknospen tragend. Samen mit oder ohne Endosperm, Radicula aufwärts oder abwärts gerichtet.

Den Anschluss an die vorige Klasse bildet am ehesten die Ordnung der Tropaeolaceen durch ihre wie bei den Polygalaceen geordneten Zahlenverhältnisse der zygomorphen Blüthen in Corolle und Andröceum, auch mit G$(\underline{3})$ anstatt G$(\underline{5})$. Dieselbe ist als eigene Ordnung aufrecht zu erhalten.

134. Linaceae. Blüthen ⊕, 5- oder 4-zählig. Antipetaler Staminalcyklus steril oder abortirt, antisepaler fruchtbar; Filamente monadelph. Ovarien der Corolle meistens isomer, in jedem Fache mit zwei, durch eine falsche Scheidewand von einander getrennten hängenden Samenknospen. Embryo gerade mit viel oder wenig Endosperm. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

135. Oxalidineae. Blüthen ⊕, 5-zählig. A5 + 5 am Grunde monadelph, der kürzere Cyklus antipetal. G$(\underline{5})$ in freie Stylen auslaufend, im innern Winkel der Fächer 1—∞ in eine Reihe übereinander geordnete Samenknospen tragend. Kapsel 5-klappig mit hängenden Samen; Embryo axil im Endosperm. (Kräuter mit zusammengesetzten Blättern, selten Holzpflanzen.)

136. Geraniaceae. Blüthen 5-zählig ⊕ oder (↓) ohne oder mit Unterdrückung einzelner Glieder. A5 + 5 am Grunde monadelph, mit Drüsenkranz. G$(\underline{5})$ mit lang verwachsenen, oberwärts in freie Stigmen auslaufenden Stylen um lange Mittelsäule geordnet, in jedem Fach zwei Samenknospen. Kapsel in

5 einsamige Fächer, welche von unten nach oben von der Mittelsäule abrollen, zerfallend; Embryo gekrümmt mit gerollten Kotyledonen und abwärts gerichteter Radicula, ohne Endosperm. (Kräuter, Halbsträucher.)

137. Tropaeolaceae. Blüthen (↓) 5-zählig nach $K\,5\;C\,5\;A\,4+4\;G(\underline{3})$. Kelch gespornt. Filamente frei, ungleich. Germen 3-lappig, mit je einer aus den oberen Winkeln der Fächer hängenden Samenknospe. Embryo gerade, ohne Endosperm. (Kräuter.)

138. Balsaminaceae. Blüthen (↓) 5-zählig mit unterdrückten Gliedern. Kelch 3—5-blättrig, früh abfallend, gespornt; Petalen 5, theilweise verwachsen. $A\,5$ alternipetal, monadelph. $G(\underline{5})$ mit $2-\infty$ Samenknospen in den Winkeln der Fächer. Kapsel fünffächerig mit hängenden Samen ohne Endosperm; Embryo gerade mit aufwärts gerichteter Radicula. (Kräuter.)

139. Limnanthaceae. Blüthen ⊕, 5- oder seltener 3-zählig. Andröceum in normaler Alternanz diplostemon, mit Drüsenkranz. Ovarien der Corolle isomer; in jedem Fache des Germens je eine aufsteigende Samenknospe. Samen ohne Endosperm; Embryo gerade. (Sumpfkräuter.)

Klasse XXXI: **Columniferae.** (Endlicher, *Enchir. botan.* pag. 510). Kelch und Corolle 5-gliedrig, aktinomorph, Kelch mit klappiger und Corolle meist mit gedrehter Präfloration, letztere in einzelnen Tribus abortirend. Andröceum in der Anlage diplo-, seltener obdiplostemon, häufig durch Spaltung in $A\,\infty$ verwandelt, monadelph oder mehrere Bündel bildend, und in einem der beiden (meist im antisepalen) Cyklen staminodial oder unterdrückt. Ovarien $(\underline{5})$ (seltner weniger oder ∞) in der Regel vollständig synkarp und als geschlossener Cyklus mit der Mittelsäule zu einem mehrfächrigen Germen entwickelt; Samenknospen an der Centralplacente inserirt. Samen meist mit Endosperm und gekrümmten Embryo; Richtung der Radicula veränderlich.

140. Tiliaceae. Kelch abfallend; Corolle gedreht, sich nach $\frac{2}{5}$ deckend oder klappig; $A\,5^{\infty}$ oder 10^{∞} durch Spaltung der Einzelglieder, mit zweifächrigen Antheren. Germen in einfachen Stylus auslaufend mit $1-2$ oder ∞ Samenknospen in den Fächern. (Holzpflanzen, selten Kräuter.)

141. Sterculiaceae. Kelch meist stehen bleibend; Corolle in verschiedener Präfloration, bei den Lasiopetaleen und Sterculieen abortirt; $A\,5$ oder 5^{∞} antipetal, oft mit antisepalen Staminodien in Alternanz, mit zweifächrigen Antheren. Germen in mehrere, der Fächerzahl entsprechende freie oder unten zusammenhängende Stylen auslaufend mit $2-\infty$ Samenknospen in den Fächern. (Bäume, Sträucher.)

142. Malvaceae. Kelch meist stehenbleibend und mit Aussenkelch; Corolle gedreht; $A\,5^{\infty}$ monadelph mit halber (einfächriger) Anthere auf jedem aus der Staminalsäule austretenden Filament. $G\,(\underline{5})$ oder $(\underline{3})$ bis $(\underline{\infty})$ gequirlt, mit mehreren unten oder hoch hinauf zusammenhängenden Stylen und $1-\infty$ Samenknospen in den Fächern. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

Klasse XXXII: **Guttiferae.** (Endlicher, *Enchir. botan.*, pag. 524, excl. Reaumur. und Tamariscineen; *Guttiferales* Bentham und Hooker, *Gen. pl.* I, pag. VIII). Kelch und Corolle meist 5-gliedrig, aktinomorph, mit sich nach 2/5 deckender oder bei der Corolle mit gedrehter Präfloration. Andröceum aus einzelnen freien, oder durch Spaltung Bündel bildenden, meist ∞ Gliedern. Ovarien mehrere, meistens $(\underline{3})$ oder $(\underline{5})$ synkarp, durch die bis gegen die Mitte hin vorspringenden eingeschlagenen, dicke Placenten tragenden Ränder unvollständig oder bei eintretender Verschmelzung vollständig gefächert;

oder völlig apokarp: *Dilleniaceae;* Samenknospen in verschiedener Zahl und Gestalt. Embryo gerade (selten gekrümmt: Ordn. 143) mit wenig oder völlig ohne Endosperm. Blätter abwechselnd oder in einzelnen Ordnungen gegenständig.

143. Camelliaceae (= *Ternstroemiaceae.)* ☿. A ∞ oder seltener diplo-, isostemon, mit freien oder verwachsenen Filamenten. Germen vollständig 3—5- (seltener 2—∞) fächerig. Embryo häufig gekrümmt. (Holzpflanzen.)

144. Marcgraviaceae. Unterscheiden sich von Ordng. 143 besonders durch endständige Dolden oder Trauben mit sackförmigen oder krugartigen Bracteen, durch sitzendes strahlendes Stigma, und durch geraden oder leicht gekrümmten Embryo. (Holzpflanzen.)

145. Dilleniaceae. ☿ seltener polygam. A ∞, selten 5+5 obdiplostemon oder 5 antisepal, aus 5 alternipetalen Einzelgliedern mit fast immer zu vielgliedrigen Bündeln neigender Spaltung gebildet, Ovarien 5, ∞, oder durch Abortus 4—1, apokarp mit auseinander tretenden freien Stylen. (Holzpflanzen, Kräuter.)

Ueber die Stellung dieser Ordnung, welche man früher wegen der freien Ovarien zu den *Polycarpicae* zu bringen pflegte, aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen des Andröceums vergl. EICHLER, Blüthendiagr. II 252.

146. Clusiaceae. Blüthen polygamisch-diöcisch mit einem Rudiment des fehlenden Geschlechtes, selten ☿. A ∞ durch Spaltung, frei oder zu vielgliedrigen Bündeln vereinigt. Germen ein- oder unvollständig mehrfächerig mit an den Innenwinkeln der Fächer sitzenden Samenknospen; Stigmen strahlend, unmittelbar sitzend oder auf kurzem Stylus. (Holzpflanzen mit harzigen Säften und gegenständigen Blättern.)

147. Hypericaceae. Blüthen ☿. A ∞ durch Spaltung, zu 3 oder 5 vielgliedrigen antipetalen Bündeln vereinigt, welche häufig mit antisepalen Drüsen oder Staminodien alterniren. Ovarien $\underline{(3)}$ oder $\underline{(5)}$ mit vollständiger oder unvollständiger Fächerung und zweireihigen ∞ Samenknospen in jedem Fach an dicken Placenten; Stylen in gleicher Anzahl lang und frei. (Holzpflanzen oder Kräuter mit gegenständigen, drüsig punktirten Blättern.)

148. Elatinaceae. ☿. A n oder n+n mit einfachen Gliedern. Germen wie in Ordng. 147, aber die freien Stigmen fast sitzend. (Wasserpflanzen mit gegenständigen drüsenlosen Blättern.)

149. Dipterocarpaceae. ☿. Kelch zur Blüthezeit mit glockigem oder kurzem Tubus, zur Fruchtzeit auswachsend mit oft 2—3 flügelförmig gewordenen Blättern. A ∞ oder 5+5 oder selten 5. Ovarien $\underline{(3)}$ mit je 2 hängenden Samenknospen in den Fächern, oder bei unvollständigen Fächern mit mehreren vom Grunde aufsteigenden Samenknospen. (Bäume, seltener Sträuche, mit harzigen Säften.)

150. Chlaenaceae. ☿. K 3 C 5—6 A 10—∞ innerhalb eines Bechers inserirt, G $\underline{(3)}$ dreifächerig mit je 2 oder wenigen hängenden Samenknospen. Samen mit Endosperm. (Holzpflanzen.)

Klasse XXXIII: **Cistoideae.** Kelch und Corolle 5-gliedrig (ausnahmsweise tetramer), aktinomorph oder zygomorph, mit in verschiedener Weise sich deckender Präfloration. Andröceum iso- oder diplostemon, oder A ∞ ohne gesonderte Bündelbildung der Einzelglieder. Ovarien mehrere synkarp, vielfach G $\underline{(3)}$, durch die Randverwachsung einfächerig; Samenknospen ∞ anatrop an parietalen Placenten. Aufspringende Kapselfrüchte, seltener Beeren, zahlreiche Samen mit oder ohne Endosperm enthaltend. Blätter abwechselnd.

151. Ochnaceae (incl. *Sauvagesiaceae.)* ⊕ ☿. A 5 fruchtbar + 5 Staminodien, oder 5 + 5 fruchtbar oder 5 + 5 + 5 mit Ausbildung dieses oder jenes Cyklus zu Staminodien. Germen aus 3 Ovarien synkarp einfächerig mit einfachem terminalen Stylus *(Sauvagesieae*, viele *Ochneae)*, oder aus 3—5 zur Apokarpie neigenden und nur durch einfachen (oft gynobasischen) Stylus verbundenen Ovarien bestehend. Embryo gerade, im Endosperm. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

Ueber die systematische Stellung dieser nicht zu den *Terebinthinae* gehörigen Ordnung vergleiche ENGLER in den Nova Acta Nat. Cur. Bd. XXXVII und EICHLER, Blüthendiagr. Bd. II, pag. 261.

152. Bixaceae. ⊕, ☿ oder polygamisch-diöcisch. A ∞ auf dickem, oft drüsigen Torus inserirt. Germen einfächerig mit 2—mehreren parietalen Placenten (ausnahmsweise durch deren Zusammenstossen gefächert: *Flacourtia* u. a.) und verwachsenem Stylus. Embryo gerade, im Endosperm. (Bäume, hohe Sträucher.)

153. Resedaceae. (↓) ☿. K und C 5 oder 4—8 mit ungleicher Grössen-Entwicklung der einzelnen Glieder; A meist 12—24 (selten wenige oder bis 40) in den Knospen nicht von den Petalen gedeckt. G (2) oder (3) bis (6), einfächerig. Samen nierenförmig mit gekrümmtem oder gefalteten Embryo ohne Endosperm. (Kräuter oder niedere Holzpflanzen.)

154. Violaceae. (↓) ☿. Corolle mit absteigender Deckung; A 5 alternipetal, mit sehr kurzen Filamenten, oft unter sich zusammenhängend und mit einzelnen, nach der Zygomorphie geordneten ungleichen Gliedern. G (3), seltener (2)—(5), einfächerig. Samen eiförmig mit geradem, mitten im Endosperm liegenden Embryo. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

155. Cistaceae. ⊕ ☿. Kelch mit 2 äusseren kleinen, und 3 inneren in gedrehter Deckung angeordneten Sepalen; C 5 mit dem Kelche entgegengesetzt gedrehter Präfloration; A ∞ mit freien Filamenten; Germen einfächerig mit 3—5 parietalen Placenten. Embryo gekrümmt, gefaltet oder gerollt im Endosperm. (Sträucher oder Halbsträucher).

156. Tamariscineae. ⊕ ☿. Kelch mit gleichen nach 2/5 sich deckenden Sepalen, Corolle gedreht. Staminen iso- oder diplostemon, am Rande eines hypogynen Discus inserirt. Germen einfächerig mit 3—4 parietalen, oder häufiger im Grunde central zusammenhängenden Placenten. Embryo gerade, ohne Endosperm. (Holzpflanzen mit kleinen Schuppenblättern.)

Die drei folgenden Ordnungen sind als insectivore Pflanzen besonders durch ihre Blattorgane ausgezeichnet, worüber in Band I, pag. 119 u. flgd. das Nähere zu vergleichen ist. Die Nepenthaceen haben einen sehr von den übrigen Ordnungen abweichenden Blüthenbau.

157. Droseraceae. ⊕ ☿. K 5 C 5 A 5 G (3), seltener A 20 und G (5). Placenten im einfächrigen Germen parietal oder im Grunde central. Embryo klein, gerade, am unteren Ende eines reichlichen Endosperms. (Kräuter oder Halbsträucher mit drüsigen Fangblättern.)

158. Sarraceniaceae. ⊕ ☿. K 5 C 5 A ∞ G (3) bis (5). Ovarien bis zur Mitte eingeschlagen und zur Doppelplacente umgewendet. Embryo klein, gerade, inmitten oder am Grunde von reichlichem Endosperm. (Kräuter mit Schlauchblättern.)

159. Nepenthaceae. ⊕ und ♂, ♀. Corolle fehlend. Andröceum zur Säule verwachsen. G (4) antisepal, vierfächerig mit zahlreichen auf den Scheidewänden sitzenden Samenknospen. Samen spindelförmig; Embryo gerade in der Achse des Endosperms. (Halbsträucher mit Kannen tragenden Blättern.)

Klasse XXXIV: **Cruciferae.** (Name von Ordnung 160 als Klassenname entlehnt; *Rhoeadinae* in EICHLER, Syllabus 4. Aufl. pag. 44). Kelch und Corolle 2- oder 4-gliedrig, aktino- oder seltener zygomorph. Andröceum nach dimerer oder tetramerer Entwicklung angeordnet, oft A ∞. Germen aus 2, 4 oder vielen synkarpen Ovarien mit parietaler Placentation. Früchte mehrsamig kapselartig, seltner durch Abortus einsamig nussartig; Endosperm fehlt oder ist vorhanden.

160. Brassicaceae *(Cruciferae* der Autoren). ⊕ ☿. K4 C4 A2 kurz + 4 lang G(2). Germen durch falsche Scheidewand der Länge nach zweifächerig, mit an den parietalen Placenten sitzenden, der Scheidewand aufliegenden Samenknospen; reift zur Schote *(Siliqua, Silicula)* heran oder bildet seltener durch Abortus eine einsamige Nuss. Samen ohne Endosperm mit mannigfach gekrümmtem Embryo. (Kräuter oder selten Halbsträucher.)

161. Capparidineae. ⊕ ☿. K4 C4 (selten 0, oder 2 oder 8); A6 gleichlang oder A ∞ nach 6—8 als Numerus; G(2) bis (8) auf längerem Stiel, einfächerig, zur schotenartigen vielsamigen Kapsel heranreifend. Samen ohne Endosperm mit gekrümmtem oder eingerollten Embryo. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

Fig. 37. (B. 535.)
Blüthen von *Cardamine pratensis* (aus Handbuch I., Fig. 20): 1. Blüthe von oben; 2. von der Seite nach Entfernung der beiden vorderen Petalen; 3. Andröceum und Gynäceum mit Honigdrüsen (n).

162. Fumariaceae. ⊕ oder quer ⟵, ☿. K2 C2 + 2; A nach 2 + 2 entwickelt aber durch querzygomorphe Spaltung und Verwachsung in 2 alternisepalen Adelphien angeordnet, in denen die mittlere Anthere vollständig ist und die zwei seitlichen Antheren halbirt sind. G(2), 1—∞ samig. Samen mit sehr starkem Endosperm und kleinem geraden Embryo. (Kräuter.)

163. Papaveraceae. ⊕ ☿. K2 abfallend, C2 + 2 A ∞ G(2)—(∞). Germen einfächerig mit mehr oder weniger weit vorspringenden parietalen Placenten. Samen mit starkem Endosperm und wenig gekrümmten Embryo (Kräuter mit Milchsaft.)

Klasse XXXV: **Polycarpicae.** Blüthen in allen oder in einigen Organen spiroidisch nach K∞C∞A∞G∞, häufiger unter Abwechslung von Organcyklen mit spiroidischer Anordnung (beispielsweise KnC∞ A∞Gn) spirocyklisch[1]) oder es sind alle Organe cyklisch angeordnet und alsdann am häufigsten trimer, oder dimer, am seltensten pentamer in gewöhnlicher Alternanz. Blüthen zugleich aktino- oder seltener zygomorph, vollständig oder in Unterdrückung der einen oder anderen Organe apetal, mit bractealem Kelche, auch diklin. Staminen frei von einander, oft in staminodiale Nectarien übergehend. Ovarien von der Einzahl bis ∞ apokarp, ausnahmsweise durch Anordnung zu einem Cyklus mit einander in lose Verwachsung tretend, mit getrennten Stylen; Samenknospen anatrop. Embryo klein in reichem Endosperm.

164. Berberidineae. ☿ ⊕. K in 1—3 dimeren oder trimeren Cyklen, C und A in je 2 gleichzähligen Cyklen; Antheren mit Klappen aufspringend.

---

[1]) Vergl. die Anmerkung 1 auf pag. 243 dieses Bandes.

Ovarium 1 mit sehr kurzem Stylus und dickem Stigma; mehrere Samenknospen im Innern. Beerenfrüchte; Embryo gerade. (Sträucher oder Kräuter.)

165. Lardizabalaceae. ⊕ und ☿, ♀. K, C und A meist dicyklisch vom Typus der Ordnung 164. Ovarien 3, oder seltener 3+3 bis 3+3+3 apokarp, jedes einzelne Ovar vom Bau der Ordnung 164. (Schlingsträucher mit zusammengesetzten Blättern.)

166. Menispermaceae ⊕ und ♂, ♀. Blüthen vom Bau der Lardizabalaceen, aber nur je eine Samenknospe in jedem Ovar, in welcher sich ein gekrümmter Embryo ohne oder mit weniger reichem Endosperm entwickelt. (Schlingsträucher mit einfachen Blättern.)

167. Ranunculaceae. ⊕ oder (↓), ☿. Blüthen spiroidisch oder spirocyklisch; K mit 3, 4, 5 oder 3+3 Sepalen einsetzend, C häufig pentamer, A fast stets ∞, G 3 bis ∞ (in *Actaea* G 1 wie in Ordnung 164) mit 1 bis ∞ Samenknospen. Balgkapseln, Achänien, selten Beeren; Embryo am Grunde eines hornartigen Endosperms. (Kräuter, seltener Schlingsträucher.)

Vergleiche die ausführlichen Auseinandersetzungen über diese Ordnung oben, pag. 247 bis 249 mit Fig. 11—13, und pag. 273 mit Fig. 14 auf pag. 268.

168. Magnoliaceae. ⊕ ☿. Blüthen spiroidisch oder spirocyklisch nach dem Typus K3 C∞ A∞ G∞, in C und G auch 3+3; Andröceum und Ovarien auf stielförmig in der Blüthe aufsteigendem Torus inserirt. Früchte meist trocken und holzig; Embryo am Grunde eines fleischigen Endosperms. (Bäume, Sträucher.)

169. Anonaceae. ☿ ⊕. Blüthen spirocyklisch nach dem Typus K3 C3+3 A∞ G∞; seltener die Ovarien in geringer Zahl; Stylen kurz, Stigmen dick. Karpelle häufig fleischig und dadurch mit einander verschmolzene Haufenbeeren bildend; Embryo am Grunde eines durch eindringende Testastreifen »zerklüfteten« (ruminirten) Endosperms. (Bäume.)

170. Schizandraceae. ⊕ und ♂, ♀. Blüthen spirocyklisch im Typus der Ordnung 168, aber die Karpelle fleischig 2—3-samig. (Kletternde Holzpflanzen.)

Zweite Reihe: Monochlamydeae typicae.

Divisio L. Apetalae isomerae.

Blüthen monoklin oder häufig diklin, im Falle der Diklinie die Blüthen beider Geschlechter in den äusseren Beziehungen gleichartig, zu einander entsprechenden getrennten oder zu gemeinsamen Infloreseenzen verbunden. Perianth vom Kelchcharakter ohne entwickelte Corolle, aus einem, oder aus zwei alternirenden gleichartigen Cyklen, von denen der innere nach der Befruchtung anders auswachsen kann als der äussere (Polygonaceen), aus K3, K4, K5, K3+3 oder ähnlich gebildet mit freien Sepalen, oder sehr selten K∞ in spiroidischer Anordnung; in einigen Ordnungen fehlt das Perianth völlig. Andröceum monocyklisch und antisepal, zuweilen di—tricyklisch und dann dem Doppelcyklus des Perianths gegenüberstehend; selten A∞. Germen oberständig aus 1—mehreren Ovarien, sehr häufig einfächerig und einsamig; Samenknospen anatrop—orthotrop.

Diese Division enthält diejenigen Ordnungen, welche constant apetal sind und sich nicht als umgebildete Corollaten erweisen, zumal also nicht calyciflorisch mit hoch perigyner oder epigyner Insertion sind; ausgeschlossen

sind von ihr ferner die durch verwandtschaftliche Combination an die Disciforen angereihten Apetalen; und ferner die durch centrale Placentation mit peripherisch gekrümmtem Embryo ausgezeichneten apetalen Caryophylleen, mit denen höchstens im Samenbau die Celtideen unter den hier vereinigten Ordnungen verglichen werden könnten. Blüthenstände als Kätzchen (*Amenta*, vergleiche Morphologie in Bd. I, pag. 697) kommen zwar auch in dieser Division einzeln vor und bereiten dadurch den Anschluss an die folgende letzte; aber die Regel bringt hier cyklisch geordnete Organe, deren Diagramm noch durch eine bestimmte Blüthenformel angebbar auftritt.

Klasse XXXVI: **Trisepalae.** Blüthen aktinomorph, mono- oder diklin. Kelch spiroidisch, oder cyklisch nach 2 + 2 oder häufiger 3, 3 + 3; Torus zu einer becherartigen Höhlung erweitert, aussen die Sepalen frei oder in Verwachsung tragend. Staminen 3—∞ in dem Becher oder an dessen Rande stehend, unter sich getrennt. Ovarien 1, oder G∞ apokarp, stets in jedem Ovar nur eine einzelne anatrope Samenknospe. Embryo mit albuminosem, oft aromatischen Endosperm, oder makroblast.

171. Myristicaceae, ⊕ und ♂, ♀. K(3) krugförmig mit klappiger Präfloration; A3—15 monadelph. In den ♀ Blüthen: G 1 mit einer einzigen aufrecht-anatropen Samenknospe. Zweiklappig aufspringende Frucht mit Arillus um den Samen; Embryo klein am Grunde eines ruminirten Endosperms. (Bäume mit zerstreuten Blättern, aromatisch.)

Die Verwandtschaft mit den letzten Ordnungen der vorigen Division ist so unzweifelhaft, dass gerade aus diesem Grunde die Apetalen in dieser Weise in Anschluss gebracht sind. Es giebt vielleicht ausser diesem sicheren Anschluss an Corollaten nur noch den gewisser Urticoideen an Caryophyllinen für diese Division.

172. Lauraceae. ⊕ und ☿ oder ♂, ♀ durch Abortus. K(2 + 2) oder (3 + 3) rad-, kreisel- oder krugförmig. A meistens tricyklisch am Grunde oder Rande des Kelches inserirt, selten A∞, die äusseren Staminen mit introrsen, die inneren mit extrorsen Antheren und basalen Doppeldrüsen, die Antheren mit Klappen aufspringend. Germen frei im Kelche, einfächerig mit einer hängenden anatropen Samenknospe. Stein- oder Beerenfrüchte; Embryo gerade ohne Endosperm. (Bäume, Sträucher mit glänzenden, zerstreut stehenden, ätherisches Oel enthaltenden Blättern; *Cassytha*: parasitische Kräuter.)

173. Monimiaceae. ⊕ und ♂, ♀. K(4) oder (5) bis (8) einem scheibenförmig ausgebreiteten Becher angewachsen, seltener K∞ spiroidisch angeordnet um den Becher stehend. Staminen ∞ oder seltener A8, A5, der Innenwand des Bechers inserirt; Antheren mit doppelten oder gemeinsamer Längsspalte aufspringend. Ovarien ∞ apokarp im Becher stehend, mit je einer aufrechten oder hängenden Samenknospe. Embryo gerade, mit viel Endosperm. (Aromatische Holzpflanzen.)

174. Calycanthaceae. ⊕ und ☿. K ∞ spiroidisch angeordnet, dem zu hohlem Becher umgestalteten Torus entspringend; A∞ auf einem Ringe am Becherrande entspringend, Antheren zweifächerig extrors; G∞ auf der Innenwand des Bechers inserirt mit je einer aufrechten Samenknospe. Zahlreiche Achänien ohne Endosperm; Embryo mit eingerollten Kotyledonen. (Sträucher mit gegenständigen Blättern, aromatisch.)

Es scheint ohne Zweifel, dass diese Ordnung die Stellung der Monimiaceen zu theilen hat. Gegen ihren Anschluss an die Rosaceen, wozu der hohle Becher mit zahlreichen apokarpen Ovarien verführt, sprechen sich auch BENTHAM und HOOKER in Gen. plant I, pag. 15—16 aus.

Klasse XXXVII: **Ochreatae.** Blüthen aktinomorph oder zygomorph, grösstentheils monoklin. Kelch dicyklisch nach K2+2 oder K3+3, in den zygomorphen Blüthen oft mit Abortus von Gliedern, getrenntblättrig oder in einen Tubus verwachsen, grün oder ein corollinisches Perigon darstellend. Andröceum in der Regel dicyklisch di- oder trimer, aber durch Spaltung einzelner und Abortus anderer Glieder zwischen 1 und ∞ (etwa 15) schwankend, aufdem Torus im Grunde des Kelches und mit ihm in Alternanz inserirt. Ovarien $\underline{(3)}$ zu einem einfächerigen Germen verwachsen, seltener G$\underline{(2)}$; im Fache eine einzige aufrecht-orthotrope Samenknospe. Embryo in stärkemehlhaltigem Endosperm mit aufwärts gerichteter Radicula.

175. Polygonaceae. Charakter der Klasse. (Kräuter, seltener strauchige oder schlingende Holzpflanzen, mit knotig-gegliedertem Stengel und Blatttuten, *Ochreae*, über der Blattstielinsertion. Abweichend im Habitus die Unterordnung *Eriogoninae.)*

Klasse XXXVIII: **Urticoideae.** Blüthen aktinomorph, diklin oder polygamisch oder seltener monoklin. Kelch monocyklisch tetramer oder pentamer, auf dem (nicht scheibenförmig erweiterten) Torus getrennt oder mit kurzer Tubusbildung inserirt, kelchartig grün oder trockenhäutig, oft unscheinbar oder ganz fehlend zumal in ährenartigen Inflorescenzen, welche durch grosse Bracteen im Charakter den Kätzchen *(Amenta)* sich nähern. Andröceum dem Kelche isomer, seine einzelnen Glieder freiblättrig antisepal. Ovarien 1 bis 2 synkarp, ein- oder seltener zweifächerig mit 1—2 Stigmen; Samenknospe in Krümmung verschieden gebaut. Frucht durch Abortus oder im Blüthenplan einsamig mit homotropem oder antitropen geraden oder gekrümmten Embryo; Radicula aufwärts gerichtet.

176. Urticaceae. ♂, ♀ oder polygam. Kelch 4—5-theilig, zuweilen abortiv. Staminen isomer antisepal, mit elastisch abrollenden Filamenten. Ovar 1 mit einfachem Stylus oder Stigma, im Fache eine aufrecht-orthotrope Samenknospe enthaltend. Embryo antitrop, gerade in wenig Endosperm. (Bäume, Kräuter, ohne Milchsaft.)

177. Cannabineae. ♂, ♀. Kelch in den ♂ Blüthen 4—5-blättrig, in den ♀ abortiv. Staminen dem Kelch isomer, antisepal mit geraden aufrechten Filamenten. Ovarien (2) einfächerig, mit zwei, meist ohne Stylus sitzenden Stigmen; im Fache eine campylotrope hängende Samenknospe. Embryo zusammengerollt ohne Endosperm. (Kräuter ohne Milchsaft.)

178. Ulmaceae (incl. *Celtideae).* ☿ oder polygam. Kelch 4—5-spaltig oder 4—5-blättrig. Staminen dem Kelch isomer oder seltener in doppelter Anzahl mit getrennten, geraden Filamenten. Ovarien (2) in ein ein- oder zweifächeriges Germen verwachsen, mit zwei Stigmen; in jedem Fache eine einzelne von der Wand nahe der Spitze herabhängende Samenknospe. Frucht einsamig mit geradem oder gekrümmten Embryo, und wenig oder ohne Endosperm. (Bäume ohne Milchsaft).

179. Moraceae (incl. *Artocarpeae).* ♂, ♀ in kopf- oder scheibenartigen Inflorescenzen. Kelch 3—4-theilig oder fehlend. Staminen dem Kelch isomer, antisepal. Ovarien (2) in ein einfächeriges Germen verwachsen, mit zwei Stigmen; im Fach eine einzelne, mehr weniger gekrümmte oder gerade Samenknospe, so angeheftet, dass die Mikropyle nach oben gerichtet ist. Embryo gekrümmt oder gerade. (Bäume, Sträucher, meistens mit Milchsaft, selten Kräuter.)

Klasse XXXIX: **Piperoideae.** ☿ oder seltener diklin. Blüthen in langen, ähren- oder kolbenartigen Inflorescenzen zusammenstehend, ohne Perianth. Staminen 2, 3 oder 2+2, 3+3, seltener mehr. Ovarien 1 bis (4), im Falle der Mehrzahl synkarp mit oberwärts auseinanderweichenden Stylen; in dem Ovar oder in dessen Fächern je 1—∞ orthotrope Samenknospen. Embryo im Embryosack an der Spitze eines reichlich entwickelten Perisperms eingeschlossen.

180. Saururaceae. Staminen 3—6 im Cyklus um das aus 3—4 Ovarien gebildete Germen, seltener demselben unten angewachsen. Germen mehrfächerig mit centraler, oder einfächerig mit parietaler Placentation, Samenknospen zu 2—8 an den Placenten. (Wasserkräuter.)

181. Piperaceae. Staminen 2, 3 oder 6—∞ das einzelne, einfächerige Ovar mit einer einzelnen sitzend-aufrechten Samenknospe umgebend. Radicula in der einsamigen trockenen Beere aufwärts gerichtet. (Holzpflanzen oder saftige Kräuter.)

182. Chloranthaceae. Blüthen ☿ oder ♂, ♀. A und G wie in Ordnung 181, aber die einzige Samenknospe orthotrop aus dem Gipfel des Faches herabhängend; daher die Radicula der Steinbeere abwärts gerichtet. (Sträucher, Kräuter.)

Anhang. Hier folgen mehrere Ordnungen von zweifelhafter Verwandtschaft, welche, wenn sie nicht mehrere eigene Klassen bilden sollen, zu den übrigen keinen deutlichen Anschluss zeigen:

183. Ceratophyllaceae. Blüthen ♂, ♀. Perianth durch eine 10 bis 12-theilige Hülle dargestellt; A∞ in den ♂, G 1 einfächerig mit einer einzelnen hängenden orthotropen Samenknospe in den ♀ Blüthen. Embryo antitrop ohne Endosperm, mit kurzer Radicula und mehrblättrigem Cauliculus. (Untergetaucht schwimmende Wasserkräuter.)

184. Podostemaceae. Blüthen ☿. Perianth K 2 von staminodialem Aussehen in einer Hülle; A 1 oder A 2 an der ventralen Blüthenseite, G (2) oder (3) mit mehreren anatropen oder amphitropen Samenknospen in den Fächern und 2 endständigen Stigmen. (Thalloidische, auf das Substrat hingestreckte Kräuter von lebermoosartigem Habitus.)

185. Batidineae. Blüthen ♂, ♀. Männliche Blüthen getrennt, K 4 von einer häutigen Hülle umschlossen; A 4 mit dem Kelch in Alternanz. Weibliche Blüthen zu fleischigen Aehren verwachsen, ohne Perianth und Hülle, aus 8—12 verwachsenen Gynäceen bestehend, jedes vierfächerig, im Fach je eine aufrecht-anatrope Samenknospe. Samen ohne Endosperm. (Strauchige Salzpflanzen mit gegenständigen Blättern.)

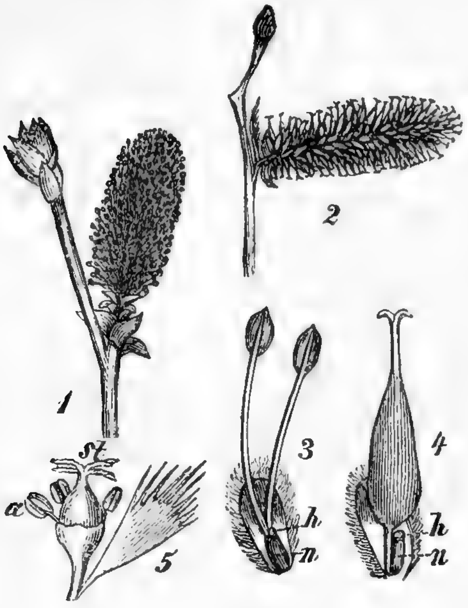
186. Leitneriaceae. Blüthen ♂ ♀, die beiden Geschlechter in kätzchenförmigen Aehren. ♂: K 0 A∞. ♀: Hülle aus ungleichen Schuppen, am Grunde in eine Scheibe verwachsen; A 0 G 1 sitzend einfächerig mit langem Stylus und einer seitlich angehefteten amphitropen Samenknospe. Embryo gerade mit aufwärts gerichteter Radicula; Endosperm dünn. (Sträucher mit abwechselnden Blättern.)

187. Lacistemaceae. Blüthen ☿. K 0 oder 2—6 getrennt, borstenförmig; A 1 auf einem Discus inserirt, G($\underline{3}$) einfächerig; 3 parietale Placenten mit je 1—2 hängend-anatropen Samenknospen. Kapsel durch Abortus einsamig; Embryo gerade; Endosperm stark. (Holzpflanzen.)

Divisio M. Dimorphantae diclines.

Blüthen diklin: die ♂ in Kätzchen oder kätzchenförmigen Aehren, aus bestimmten (seitlichen) Knospen hervortretend mit Laubblättern oder ohne solche, nach der Pollenproduction mit ihrer Inflorescenzachse abfallend; die ♀ ebenfalls in Kätzchen, oder zu wenigen in becherartigen Hüllen eingeschlossen, oder in armblüthigen Aehren, häufig in von den ♂ Kätzchen gesonderter Stellung an endständigen oder seitlichen Trieben entspringend. Perianth oft fehlend und durch Bracteen ersetzt, oft vom Kelchcharakter in wenigen grünen Blättern, in den ♀ Blüthen häufig mit dem Germen verwachsen. Andröceum in der Regel in undeutlich gestellten Haufen auf der Unterseite der Kätzchenschuppen oder in deren Achseln zu 2—6 oder seltener ∞, sehr selten zusammen mit dem kelchartigen Perianth antisepal cyklisch geordnet. Gynäceum aus wenigen, meistens 2—3, synkarpen Ovarien mit 1—∞ anatropen oder orthotropen Samenknospen. Embryo makroblast ohne Endosperm. (Alle Ordnungen enthalten nur Bäume und Sträucher.)

Klasse XL: **Juliflorae.** ♂ und ♀ Blüthen in einander entsprechenden ähnlichen seitenständigen Kätzchen, oder die ♀ Blüthen in armblüthigen Aehren auf beblätterten Trieben. Germen einfächerig.



(B. 536.) Fig. 38.
1 und 2 ♂ und ♀ Kätzchen von *Salix*, 3 und 4 ♂ und ♀ Blüthen; 5 abnorme monokline Blüthe.

188. Salicineae. Diöcisch mit gleichartigen, seitenständigen Kätzchen beider Geschlechter. Perianth fehlend; im Grunde der Bractee ein Nectarium oder becherförmiger Discus. ♂: A 2 — ∞; ♀: G $\underline{(2)}$ im Discus sitzend, oder gestielt neben dem Nectarium; zahlreiche anatrope Samenknospen an 2 parietalen Placenten. Vielsamige Kapsel.

189. Juglandineae. Monöcisch mit getrennten oder vereinigten Inflorescenzen. Staminen an der Basis von perianthartigen Schuppen zu 4 — ∞ inserirt, mit diesen der Innenseite der Bracteen angewachsen. Germen von einer 3 bis mehrzähnigen Hülle (Kelch?) umschlossen und durch diese unterständig, mit 2 oder 4 Stigmen und einer einzelnen aufrecht-orthotropen Samenknospe. Einsamige Nuss, von der mit auswachsenden Hülle umschlossen, mit antitropem Embryo.

190. Myricaceae. Monöcisch oder diöcisch mit gemeinsamen oder getrennten Inflorescenzen; Perianth fehlend, A 2—16 oder G $\underline{(2)}$ in der Achsel von Bracteen; Stigmen 2, im Grunde des Faches eine einzelne aufrecht-orthotrope Samenknospe. Embryo in der Steinbeere antitrop.

191. Casuarinaceae. Monöcisch oder diöcisch, die ♂ Blüthen in ährenförmigen, die ♀ in kopfförmigen Kätzchen. ♂: 2 + 2 Bracteen ein Perianth bildend, A 1 central. ♀: P 0 G $\underline{(2)}$ mit 2 Stigmen und zwei collateral aufsteigenden hemi-anatropen Samenknospen. Fruchtkätzchen zapfenartig, im Perikarp durch Abortus nur ein Same. (Zweige ohne entwickelte Blätter, gegliedert.)

Klasse XLI: **Cupuliferae.** ♂ Blüthen in Kätzchen, ♀ Blüthen in Kätzchen mit zu einer Hülle verwachsenen Deck- und Vorblättern oder zu wenigen in becherförmiger Hülle eingesenkt. Germen zur Blüthezeit mehrfächerig mit 1—2 anatropen Samenknospen in jedem Fach; Pericarp zur Fruchtreifezeit durch Abortus einfächerig einsamig.

Mehrere, durch Uebergänge mit einander verbundene Ordnungen, von denen die erste die vorige Klasse mit dieser am deutlichsten verbindet, vielleicht nur vom Range von Unterordnungen, in welchem Falle die Gesammtordnung den Namen *Castaneaceae* zu führen hätte.

192. Betulaceae. Monöcisch, beide Geschlechter in Kätzchen. ♂ Blüthen zu 2—3 in Bracteen vereint, jede einzelne von K1 bis K4 umhüllt mit A2 oder A4 antisepal. ♀ Blüthen mit dreilappigen Bracteen zu drei oder zwei vereinigt, ohne Perianth: G(2) zweifächerig, in jedem Fach eine Samenknospe.

193. Corylaceae. Monöcisch. ♂ Blüthen in langen Kätzchen, ohne Perianth, mit mehreren Staminen; Filamente zweitheilig. ♀ Blüthen in Kätzchen oder kurzen Aehren, einzeln von Deckblatt und 2 Vorblättern umhüllt, mit rudimentärem dem Germen angewachsenen Perianth; G($\overline{2}$) mit zwei langen Stigmen, unvollständig zweifächerig, in dem entwickelten Fache mit zwei hängenden Samenknospen.

194. Fagaceae. Monöcisch. ♂ Blüthen in dicht- oder lockerblüthigen Kätzchen mit einfachem kelchartigen Perianth; A5—20 im Kelchgrunde inserirt. ♀ Blüthen zu 1—5 in einer aus 4 (sich trennenden oder verwachsen bleibenden) Hochblättern gebildeten »Cupula«; Perianth mit dem Germen verwachsen, meistens 6-zähnig; G($\overline{3}$), oder ($\overline{2}$) bis ($\overline{6}$), gefächert, in jedem Fach je zwei Samenknospen.

195. Balanopideae. Monöcisch. ♂ Blüthen in Kätzchen, mit einer Kelchschuppe am Grunde des Blüthenstieles; A5—6 sitzend, oder bis ∞. ♀ Blüthen einzeln in einer aus sich deckenden Bracteen verwachsenen Hülle sitzend, ohne Perianth; G(2) unvollständig zweifächerig, in jedem Fach mit zwei collateral aufsteigenden Samenknospen.

---

§ 4. Die Klassen und Ordnungen der Gymnospermen.

Uebersicht der Eintheilung. (Vergleiche die Auseinandersetzung auf pag. 299.)

I. Entwicklungsreich: Gymnospermae coniferae.

Divisio A. Gnetoideae. Einzige Klasse und Ordnung: 1. Gnetaceae.

Divisio B. Coniferae. Einzige Klasse dieser Division mit gleichem Namen; Ordnungen: 2. Taxaceae; 3. Cupressaceae; 4. Araucariaceae.

II. Entwicklungsreich: Gymnospermae cycadineae.

Einzige Division, Klasse und Ordnung: 5. Cycadineae.

Nachdem oben (pag. 301—303) die allgemeinen Blüthencharaktere der Gymnospermen den Angiospermen gegenüber und schon in den vorhergegangenen Abhandlungen der »Morphologie« und »Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane« die Entwicklung ihrer Befruchtungsorgane und ihrer Embryonen ausführlich geschildert waren, handelt es sich nur noch darum, die wenigen Ordnungen selbst auseinander zu halten und ihre Abstufung zu besprechen.

Während man früher die Coniferen und die Cycadeen als zwei Einzelordnungen, gleichwerthig beispielsweise den Cupuliferen oder Palmen unter den Angiospermen, auffasste und allmählich nur noch die Gnetaceen als dritte Ord-

nung, von den Coniferen abgezweigt, ihnen zuzufügen sich gewöhnte, scheint es richtiger, die beiden genannten Hauptgruppen als eigene Entwicklungsreiche aufzustellen, von derselben Abgeschlossenheit in dem abgestuften natürlichen System wie die ganzen Ordnungen der Mono- und Dikotylen, wenngleich jene aus nur wenig verschiedenen Formen vom Ordnungsrange sich zusammensetzen. Das unbestritten tiefere Entwicklungsreich nehmen dabei die Cycadeen ein, welche am deutlichsten von allen Blüthenpflanzen den morphologischen Vergleich mit den höheren Sporenpflanzen zulassen, dass ihre Samenknospen einem Sporangium der letzteren (also einem Makrosporangium der diklinen Pteridophyten) entsprechen mit dem Embryosack als einziger Makrospore, mit dem vor der Befruchtung auftretenden Endosperm im Embryosack als weiblichem Prothallium und mit mehreren rudimentären Archegonien an der von den Integumenten umschlossenen Spitze des Embryosacks, in dem sich dann schliesslich nach Abortus der übrigen doch nur ein einziger Embryo entwickelt. Und dieser Embryo fällt im gereiften Samen, vom Endosperm umschlossen, ab und entwickelt sich keimend weiter, wie es im Reiche der Blüthenpflanzen Regel ist.

In der Anlage dieser, Samenknospen-Makrosporangien bildenden Ei- oder Fruchtblätter zeigt die Gattung *Cycas* wiederum den niedersten Entwicklungsgrad, indem sie an demselben (unverzweigten) weiblichen Stamme dreierlei Blätter in dichter Spirale stossweise entwickelt, so dass bald diese, bald jene der drei Phyllom-Sorten hauptsächlich oder allein zur Neuausbildung gelangt: 1. schuppenförmige rudimentäre Blätter, 2. gefiederte Laubblätter, 3. fiederig zerschnittene Eiblätter mit entwickelten atropen Samenknospen am Ende der unteren sexuell metamorphosirten Fiedern. Es ist dies ein so überaus einfacher Aufbau der ganzen Pflanze, dass die Coniferen oder gar die Gnetaceen trotz der vielen mit den Cycadeen hinsichtlich der Gymnospermie gemeinsamen Eigenschaften weit genug getrennt erscheinen; auch zeigen jene ja in der Entwicklung der Placentarsprosse (»Samenschuppen, Fruchtschuppen«) in den Achseln der Deckschuppen (vergl. oben, Fig. 5 auf pag. 241) eine sehr viel weiter gegangene Metamorphose. Dieses und manches andere in Betracht gezogen, erscheint es als wahrscheinlich, dass wir in den jetzigen Gymnospermen wenigstens zwei getrennte Stämme vor uns sehen als Reste einer vergangenen grösseren Mannigfaltigkeit; dass Pflanzen vom Charakter der Coniferen und Gnetaceen direkte Stammpflanzen jetziger Dikotylen geworden seien, scheint möglich, wenn nicht wahrscheinlich, während andererseits die Cycadeen selbst keine Weiterentwicklung zu Angiospermen hin gehabt zu haben scheinen. —

Die trennenden Charaktere der Gymnospermen stellen sich also, kurz zusammengefasst, in folgender Weise dar:

I. Gymnospermae coniferae.

Blüthen diklin monöcisch oder selten diöcisch, mit rudimentärem Perianth oder nackt, stets auf besonderen, sich nach der Befruchtung oder Fruchtreife ablösenden, abgegliederten Achsen. ♂ Blüthen kätzchenartig gedrängt oder aus kugelig zusammengestellten Staubblättern gebildet, die Antheren 2—mehrfächerig oder zu mehreren, von der Unterseite eines schildförmigen Trägers hängenden Säcken entwickelt; Pollen mehrzellig. ♀ Blüthen aus aufrechten orthotropen, einem Discus eingesenkten, offenen oder unvollkommen von Bracteen umhüllten Samenknospen bestehend (Gnetaceen, Taxaceen), oder aus cyklisch—

spiroidisch angeordneten 3 — ∞ offenen, die Samenknospen auf der Oberseite oder auf einem placentaren Auswuchs tragenden Ovarien (Cupressaceen, Araucariaceen). Embryo mit 2 — ∞ Kotyledonen.

Divisio A: Ordnung 1. Gnetaceae. Blüthen mit rudimentärem Perianth, gewöhnlich K 2 A 1 oder 6 — ∞ zur Säule verwachsen, bei *Welwitschia* mit einem Rudiment des ♀ Geschlechts. Samenknospen mit stylusartig vorgezogenen Integumenten; Radicula im Samen aufwärts gewendet. (Gegliederte und schuppig-beblätterte, oder nur mit 2 jahrgangsweise sich verlängernden Blättern versehene rübenartige Holzpflanzen.)

Divisio B: Coniferae. Blüthen ohne Perianth, streng diklin.

2. Taxaceae. Staubblatt-tragende Kätzchen am Grunde von schuppenförmigen Bracteen umgeben; Filamente in ein Connectiv verlängert, Antheren meistens zweifächerig. Samenknospen einzeln oder zu wenigen ährenartig zusammengestellt mit oder ohne einfache Deckschuppen, aus denselben frei hervorragend und auf einem Discus stehend, orthotrop oder seltener auf dem Hinterlappen des dreilappigen Discus anatrop, mit diesem Bau entsprechender Lage der Radicula im offen daliegenden Samen. (Bäume, Sträucher mit breiten mehrnervigen oder schmal-nadelförmigen Blättern.)

3. Cupressaceae. Staubblätter ∞, aus kurzem Filament in ein schuppiges oder excentrisch-schildförmiges Connectiv verlängert mit 2—12 der Länge nach aufspringenden Pollensäcken. Fruchtblätter (in der Regel schildförmig) wenige, in 1 oder 2 (seltner mehreren) alternirenden Cyklen, mit 1—∞ am Grunde sitzenden orthotropen, mit der Mikropyle nach der Fruchtblattspitze hin gerichteten Samenknospen. Carpelle fest an einander schliessend; Radicula von der Zapfenachse fort gerichtet. (Sträucher, Bäume mit schuppigen oder nadelförmigen, oft in alternirenden Quirlen angeordneten Blättern und Harzgängen.)

4. Araucariaceae. Staubblätter ∞ in grossen, oft zusammengesetzten Kätzchen; Filament in eine breite, ein Connectiv darstellende Schuppe mit 2 Antherenfächern oder in einen Schild mit 3 — ∞ Pollensäcken auslaufend. Fruchtblätter ∞ spiroidisch angeordnet, flach, die Samenknospen umgewendetorthotrop an einem placentaren Auswuchs (»Fruchtschuppe« im engeren Sinne, im Gegensatz zu »Deckschuppe« als dem äusseren Blatte) tragend. Carpelle zum Fruchtzapfen aneinandergeschlossen, durch Oeffnen die im Grunde verborgenen Samen freigebend; Radicula im Samen nach der Zapfenachse hin gerichtet. (Bäume mit Nadelblättern und Harzgängen.)

II. Gymnospermae cycadineae.

5. Cycadineae. Blüthen diklin diöcisch, ohne Spur von Perianth und Vorblättern zur Blüthe, die ♂ auf besonderen abgegliederten Achsen mit spiroidischer Phyllom-Anordnung, die ♀ entweder ebenfalls in spiroidischer Anordnung auf besonderen Achsen (Fruchtzapfen), oder aber als Fruchtblätter an derselben Hauptachse des Stockes zwischen den Laubblättern und Schuppenblättern in fortlaufender Spirale mit diesen entwickelt *(Cycas)*. Staubblätter als mit breitem Grunde ansitzende längliche Schuppen ausgebildet, auf deren Unterseite zahlreiche sich mit einem Querriss öffnende Pollensäcke, zerstreut oder rechts und links vom Mittelnerv der Schuppe geordnet, stehen. Fruchtblätter der Zapfenanordnung zu ähnlichen, rechts und links am unteren Rande je eine herabgeschlagene gerade Samenknospe tragenden Schuppen entwickelt; oder in der spiroiden Anordnung zwischen den Laubblättern fieder-

theilige, wenig entwickelte Blätter darstellend, deren untere Fiedern zu schräg abstehenden geraden Samenknospen umgebildet sind (meist 4—8). Samen durch das fleischige äussere Integument steinkernartig mit starkem fleischigen Endosperm, an dessen vorderer Spitze in eine Höhlung eingeschlossen der gerade Embryo mit zwei Kotyledonen liegt. (Unverzweigte Holzpflanzen mit säulenartigem oder knolligen Stamm und Fiederblättern.)

Geographischer Theil.

I. Abschnitt.

Ueberblick über die Entwicklung der Florenreiche in den jüngeren Erdperioden.

Es war in dem ersten (allgemeinen) Theile dieser Abhandlung auseinandergesetzt, wie man sich die gemeinsame, die gleichzeitige Herausbildung der in den verschiedenen Ordnungen des Systems ausgedrückten morphologischen Verschiedenheiten und die Beschränkung derselben auf bestimmte abgeschlossene Länder, die die Erhaltungs- oder die Entwicklungs-Heimathen eben dieser Pflanzenformen darstellen, im Umriss vorzustellen habe. Nachdem im zweiten Theile die morphologische Differenzirung der Blüthenpflanzen bis zu den Ordnungssippen herab für sich durchgeführt ist, knüpft die weitergehende Betrachtung an den anderen Punkt, an die verschiedenartige Ausgliederung der Erdoberfläche in Hinsicht auf den Besitz dieser oder jener Zahl von Ordnungen, Gattungen und Arten, mit anderen Worten: an die geographische Differenzirung derselben Blüthenpflanzen, wieder an.

Es ist oben (pag. 187, 188!) das Princip der Herausbildung von Florenreichen durch Klimawechsel und geologische Trennungen kurz besprochen; es ist gezeigt, wie aus einer allgemeinen Land-Flora von Blüthenpflanzen (mit beigemischten, oft sehr charakteristischen Sporenpflanzen) sich allmählich Besonderheiten im Norden und im Süden den gleichmässiger sich fortentwickelnden Tropen gegenüber herausstellten, und wie sich dann für die jetzige Erdperiode allmählich eine Reihe ziemlich scharf von einander abgesonderter Ländergebiete mit dem Besitz besonderer Pflanzenbürger entwickelte, die den Namen »Florenreiche« führen sollen und deren Ausdehnung, Lage und Charakterisirung den ersten Gegenstand für die systematisch-geographische Beschäftigung bilden wird.

Die Grundzüge dieser Absonderung sind oben (pag. 190—192) ebenfalls schon besprochen und die Florenreiche danach als tropische, boreale und australe zusammengefasst, auch die verschiedenen Anschauungen, welche über das Verhältniss der australen und borealen zu einander und zu den Tropen geltend gemacht werden können, genannt, und es ist endlich als ein Impuls zu stärkeren Wanderungen bald dieses bald jenes Florenelements nach dieser oder jener Seite hin die Theorie der periodischen Klimaschwankungen besprochen, welche zugleich als ein förderndes Mittel für Artumbildungen im kleineren Maasse auch in verhältnissmässig ruhigen Erd-Entwicklungszeiten genannt werden kann. — Auf dieser Grundlage ist jetzt die geographische Differenzirung, wie sie die Floren der Gegenwart zeigen, weiter zu schildern.

§ 1. Wanderungsfähigkeit, gegenwärtige Areale, Ursprungsgebiete der Sippen.

Alle Pflanzenarten, welche nicht mit einer (vorübergehenden oder dauernden) Ungunst der Verhältnisse zu kämpfen haben, erzeugen auf dem Wege vegetativer Propagation oder noch mehr sexueller Reproduction eine reichliche Nachkommenschaft, welche das von der Sippe augenblicklich besetzte Areal zu vergrössern strebt und darin mehr oder weniger Erfolg hat. Indem aber auch dort, wo eine Art fest angesiedelt war, unter der Ungunst der Verhältnisse andere Arten siegreich vordringen und jene von einem Theil ihrer alten Standorte verdrängen, während sie vielleicht an anderen Stellen selbst wiederum Erfolge über andere Concurrenten hat und sich neue Standorte erobert, entsteht eine stete Schwankung in dem von den Arten besetzten Areal, so dass man behaupten darf, dass sich die Areale in jeder Generation von Arten schon verändern.

Diese Veränderung wird häufig vom Rückschritt einer, vom Vordringen einer anderen Art begleitet sein, und in der Masse von Generationen, wie sie im Lauf einer Erdperiode auf einander folgen, können grosse Umwälzungen in dem Gesammtareal vor sich gegangen sein; sie bereiten gewissermaassen, indem sie unter natürlicher Zuchtwahl zu einer Differenzirung der Formen an verschiedenen Standorten zwingen, jene Umbildungen auch in den morphologischen Charakteren der Arten vor, von denen oben (pag. 231—233) ein Theil der Gattung *Cytisus* ein Beispiel lieferte. Selbstverständlich sind gewisse Zeiten mehr dem Bestehenbleiben der im Augenblick herrschend gewordenen Verhältnisse günstig, andere Zeiten wiederum mehr den Umwälzungen; aber weder giebt es jemals eine wirkliche dauernde Erhaltung noch eine plötzliche Vernichtung der bestehenden Verhältnisse, sondern es vollzieht sich stetig, bald langsamer bald rascher, ein Wechsel im Areal und Wesen der Arten.

Die Ausbreitungsfähigkeit der Arten ist sehr verschieden, ebenso wie ihre Fähigkeit, sich lange an demselben Standort im Boden zu erhalten; manche Arten scheinen einen raschen Wechsel zu scheuen, aber auch nur selten einen neuen Standort zu den alten hinzu zu erwerben, andere wiederum alljährlich darin zu wechseln. Flugapparate oder Stacheln an den Samen zum Festhaken im Pelze weidender Thiere, Schleudereinrichtungen beim Oeffnen der Früchte, Einhüllen der Samen in Fruchtfleisch als Einladung zum Genuss für Thiere und ähnliche Einrichtungen befördern die Ausbreitungsfähigkeit, ohne dass darum die hiermit ausgerüsteten Arten nothwendigerweise in jeder Generation ein grösseres Areal erlangen müssten; denn andere Arten mit geringer, aber um so stärker wirkender Verbreitung in unmittelbarster Nähe eines einmal eingenommenen Standortes können jene ersteren Arten um ebensoviel alte Standorte berauben, als sie neue gewonnen haben. Zuweilen aber sieht man die Gunst innerer Organisation und äusserer Bedingungen zum raschen Vorschreiten einer bestimmten Art in weiten Ländergebieten zusammenwirken und spricht alsdann von ihr als von einem deutlichen Beispiel für »Pflanzenwanderung«.

Aber der Ausbreitung sind bei allen Arten bestimmte, oft sehr enge Schranken gesetzt. Die Mannigfaltigkeit der Standorte in demselben offenen Lande ist eine so grosse, dass bei der Concurrenz so vieler Arten mit einander die geringsten Verschiedenheiten in der Bewässerung, Beleuchtung und chemischen Zusammensetzung der Erdkrume genügen, um die einen Arten hier, die anderen dort auszuschliessen und an ihrer Stelle günstiger organisirte Mitbewerber um den Boden zuzulassen. Man beobachtet dies leicht an dem Wechsel verschiedener Gräser

oder Seggen auf den heimathlichen Wiesen oder Torfmooren, kann oft leicht eine Erklärung für die in die Augen fallenden Verschiedenheiten aus der Organisation der verschiedenen Besiedler geben, muss sie oft schuldig bleiben. Nicht selten werden sich auch einzelne Arten nur dadurch erhalten, dass sie an jener Stelle sind und seit lange da waren, vielleicht seit einer Zeit, welche ihrer Ausbreitung günstiger war als die Gegenwart; einmal fortgenommen würden manche Arten sich schwerlich wieder in derselben vollbesetzten Wiese oder Moorwiese ansiedeln können, wenn man ihre Samen zwischen die Grasdecke einstreute, während dieselben Samen im Schutze der einen gewissen Raum für sie schon in Anspruch nehmenden Mutterpflanze keimen und letztere später ersetzen können. So wird die Mannigfaltigkeit der Standorte in einem offenen Lande noch dadurch vervielfältigt, dass das offene L nd an sich schon in einen Pflanzengarten verwandelt zu sein pflegt, in dem nur die der Vegetation durchaus feindlichen Standorte überhaupt unbesetzt sind. Indem sich z. B. grosse Strecken der Erde mit den mannigfaltigsten Wäldern bedeckt haben, sind neue und sehr zahlreiche Standorte entstanden, welche ebenso sehr eine grosse Menge von Mitbewerbern ausschliessen, als sie sich einigen wenigen für ihren Schatten günstig organisirten Arten öffnen und denselben hier, aber auch nur hier, eine gesicherte Erhaltung und Vermehrung gönnen.

So besitzt jedes noch so kleine Ländergebiet auf der Erde eine mannigfaltig zusammengesetzte Vegetation, und das Areal jeder Art, auch der am kräftigsten organisirten und sich ausbreitenden, ist ein zerrissenes Stückwerk, in welches überall andere Mitbewerber hineingreifen. An analogen Standorten findet sich dieselbe Art aber über ein mehr oder weniger grosses Stück der Erde zerstreut; ja es kann dieselbe in verschiedenen Ländern sogar an etwas verschiedenartigen Standorten vorkommen, weil die Mitbewerber um die Standorte im einen Gebiete nicht dieselben wie die im anderen Gebiete lebenden sind. Wie weit die Ertragungsfähigkeit verschiedener Standortsbedingungen bei vielen Arten überhaupt geht, zeigen die Freiland-Culturen unserer botanischen Gärten mit ihrer Mannigfaltigkeit aus den verschiedensten Ländern *mit im allgemeinen gleichartigen Klima*: die Arten ertragen diese Veränderungen oft nur mit der einzigen Schutzeinrichtung eines Blumentopfes, der für sie den Eingriff relativ stark organisirter Mitbewerber in ihr eigenes kleines Areal im Garten abwehrt.

Dem Vorkommen derselben Art an analogen Standorten über enge oder weite Ländergebiete setzt endlich das Klima eine bestimmte Schranke. Alle Lebenseinrichtungen der Pflanzen spielen sich zwischen bestimmten Minimal- und Maximaltemperaturen ab (Gesetz der »specifischen Nullpunkte«), fordern eine gewisse Zeitdauer und periodischen Wechsel anreizender und zum Stillstand zwingender Einflüsse, und fordern zur Erhaltung des Lebens eine bestimmte, den Transspirationsorganen entsprechende Wassermenge aus dem Boden und Feuchtigkeitsmenge in der Luft. Diese äusseren Einflüsse, welche in Abschnitt III. ausführlicher betrachtet werden sollen, werden unter der Bezeichnung »Klima« zusammengefasst, und eine die Lebensansprüche einer bestimmten Art irgendwie überschreitende Aenderung der Temperaturen, der Periode, der Wasserversorgung verwehrt dieser bestimmten Art den Eintritt in ein fremdes Gebiet und hemmt also ihre Ausbreitungsfähigkeit in der einen Richtung. Zwar sind die Ansprüche keiner Pflanze in so engen Grenzen eingeschlossen, dass geringe Aenderungen des Klimas ihres ursprünglichen Standortes nothwendigerweise zum Tode führen müssten, und manche Arten besitzen sogar einen weiten Spielraum für ihre An-

sprüche oder eine leichte »Acclimatisation«, d. h. Gewöhnung an veränderte klimatische Bedingungen; aber irgend welche klimatische Grenzen sind unüberschreitbar, und wo sich dieselben an einzelnen Punkten der Erde (z. B. auf hohen, unter den Wendekreisen gelegenen Gebirgen) häufen und zwingend einstellen, sind diese zugleich die natürlichen Absonderungsgrenzen benachbarter Floren mit einander fernstehenden Pflanzenbürgern.

Es wird nach dem Angeführten die Grösse des Areals, welches eine bestimmte Art einnehmen kann, abhängen von ihrer Ausbreitungsfähigkeit, welche durch ihre eigene Organisation und Samenerzeugung mit »Disseminations-Einrichtungen« bedingt wird; von dem Reichthum an Standorten, welche sie zur Besiedelung für sich geeignet vorfindet, und wo es nicht allein auf die dichte oder spärliche Besetzung des Bodens von Mitbewerbern, sondern noch mehr auf *die geographische Lage des Ortes* ankommt, von dem aus sie ihr Areal vergrössern soll; und endlich von der Weite und Leichtigkeit ihrer Acclimatisation.

Die geographische Lage der Ausgangspunkte erfordert noch besondere Hinweise: eine in ihrer Ausbreitungsfähigkeit und Acclimatisation gut organisirte Art wird sich dennoch kaum durch Wanderung verbreiten können, wenn sie auf einer kleinen Insel mitten im Ocean und fern von anderen Inselgebieten lebt; auch in continentaler Lage wird ihr ihre Organisation nichts nützen, wenn sie z. B. in einem engen Thal eingeschlossen allseitig durch unübersteigbare locale Standortsschranken in ihrer Wanderung gehemmt ist. Mitten in einem grossen Ländergebiete mit gleichmässigem Klima wird die Ausbreitung einer Art am leichtesten möglich, und es findet sich daher auch die grösste Zahl grosser Art-Areale theils in den ein zusammenhängendes Gebiet bildenden Ebenen und Bergwäldern von Europa, Sibirien und Nord-Amerika in mittleren Breiten, theils in den tropisch-afrikanischen Savannen nördlich und südlich von den Guinea-Landschaften, oder in dem Wüstengürtel von der westlichen Sahara bis in das Herz von Asien.

Was wir jetzt vor unseren Augen sich vollziehen sehen, oder was in seinen Erfolgen aus den jüngst vergangenen geologischen Entwicklungen der Erde noch so klar und unzweideutig vor uns liegt, als wenn wir es fast selbst hätten wahrnehmen können, das muss in den alten Zeiten der Erde ebenso oder wenigstens den damaligen Zuständen angemessen ähnlich gewesen sein; unausgesetzt müssen die Wanderungen der Pflanzen ihre Areale verschoben und den Florenbestand der einzelnen Länder verändert haben. Wenn aber dann einmal in ein durch Wanderung erworbenes Areal Scheidelinien eingeschaltet wurden, wenn ein Meer trennend in ein weites Ländergebiet eindrang, eine Wüste entstand oder ein Schneegebirge sich erhob, so mussten die durch diese getrennten Areale zu gesonderter Weiterentwicklung der Theile führen und dadurch zu den verwandten «correspondirenden» oder »repräsentativen« morphologischen Formen hüben und drüben Veranlassung geben.

Es war bis jetzt immer nur von den Arealen der Arten die Rede, weil diese in der That die erste Grundlage darstellen, auf der die Pflanzengeographie aufzubauen hat. Es ist aber natürlich, dass etwas ähnliches wie für die Arten auch für die Gattungen und die folgenden höheren Sippen hinsichtlich ihrer Areale gelten muss, da der einheitliche Ursprung der Gattungen und sogar der Mehrzahl von Ordnungen dies so verlangt. Thatsächlich haben bei weitem die meisten Gattungen ein gut umgrenztes Areal, auch noch viele Tribus grösserer Ordnungen und selbst manche Ordnungen; die Mehrzahl der Ordnungen ist überwiegend entwickelt entweder in der tropischen, oder in der borealen, oder in der australen Abtheilung aller Länder, und viele Ordnungen sind auf nur eine dieser

Abtheilungen beschränkt. Dann aber hören die Arealbeschränkungen auf; die Klassen oder gar die Divisionen, welche nicht zufällig aus einer oder aus wenigen Ordnungen bestehen, haben keine bestimmten Areale mehr, sondern können in allen Theilen der Erde vorkommen. Bekanntlich sind die Oceane den meisten verschlossen und von der reich gegliederten Algenflora eingenommen; nur die »Seegräser« kommen auch in den Oceanen vor, die beiden zur XII. monokotylen Klasse *Helobiae* gehörigen Ordnungen Najadeen und Hydrocharideen.

Die Hydrocharideen kommen in einer eigenen Tribus, den Thalassien, mit 3 Gattungen hauptsächlich im indischen Ocean vor, und die Najadeen finden sich in 5 oder 6 Gattungen viel weiter in tropischen oder in gemässigten Meeren verbreitet, ohne dass jedoch diese marinen Gattungen zu einer systematisch abgeschlossenen und von den verwandten Süsswasserpflanzen verschiedenen Tribus zu vereinigen wären. — Ueber die specielle Verbreitung der Seegräser s. ASCHERSON in Geograph. Mittheilungen Jahrg. 1871 pa. 241, in NEUMAYER's Anleitung zu wiss. Beob. auf Reisen pag. 359 und Actes du Congrès intern. de botan. à Amsterdam 1877.

Es ist schwierig, von der Arealgrösse bestimmter Sippen des Systems, der Arten, Gattungen, Ordnungen, klare allgemeine Auseinandersetzungen zu geben, weil die Verschiedenheit eine sehr grosse und der verschiedenen Natur der Heimaten jener Sippen entsprechende ist; überall giebt es mehr localisirte und weit verbreitete Formen gemischt, nur selten setzt sich die Flora eines kleinen gut umgrenzten Stückes der Erde entweder nur aus Sippen mit engem, oder nur aus solchen mit sehr weitem Areal zusammen. Doch erfordert das Interesse der Sache wenigstens den Versuch eines Eingehens.

ALPHONS DE CANDOLLE, der in seiner ausgezeichneten *Géographie botanique raisonnée*[1]) so ausgedehnte Untersuchungen über die Areale von Arten, Gattungen und Ordnungen angestellt hat, wie sie seitdem trotz aller anderen Fortschritte der Pflanzengeographie noch niemals wiederholt sind, hat einige auch heute noch gültige und höchst bemerkenswerthe Gesetzmässigkeiten aufgestellt. Hinsichtlich der Arten selbst, welche allerdings immer zugleich eine bestimmte Gattungs- und Ordnungszugehörigkeit besitzen und sich daher nur bei weit verbreiteten Ordnungen in ihrem Areal direct vergleichen lassen, hat er gefunden, dass von derselben Ordnung die in den nordischen, zumal nordpolaren Ländern vorkommenden Arten im Mittel ein sehr viel ausgedehnteres Areal besitzen als die übrigen Arten jener Ordnung (z. B. bei Campanulaceen, Salviaceen, Rosaceen, Brassicaceen.) Schon in der nördlich gemässigten Zone (vom Polarkreis bis gegen 30° n. B.) nimmt die Arealgrösse der Arten ab, ist aber immer noch grösser als innerhalb der Tropen (z. B. bei Asteraceen, Salviaceen, Acanthaceen, Rosaceen, Brassicaceen, Polygoneen;) aber von den Campanulaceen finden sich mehr Arten mit ausgedehntem Areal innerhalb der Tropen als in der nördlich gemässigten Zone, vielleicht in Folge der geringen Anzahl tropischer Arten. Am kleinsten wird jedoch das Areal in den australen Ländern, unter welcher Bezeichnung wir allgemein die südlichen Ausläufer der grossen Continentalmassen Afrika, Asien (d. h. Australien, Neu-Seeland) und Amerika zusammenfassen wollen, südlich von dem eigentlich tropischen Klima oder südlich von einer ungefähr mit dem Wendekreise des Steinbockes zusammenfallenden und sich an den Ostküsten der genannten Länder weiter als an den Westküsten gen Süden senkenden Grenzlinie. In diesen australen Ländern kommen verhältnissmässig sehr viele Arten mit sehr kleinem Areal vor, umgekehrt also ist an diesen Südspitzen

[1]) Paris und Genf 1855. Kapitel VII. besonders pag. 560, 563—594; Kap. XIV und XVI—XVIII. pag. 1135—1160.

der Continente die grösste Menge in kleinen Gebieten »endemischer« Arten[1]) aufgehäuft.

Hiernach stellte A. DE CANDOLLE das Gesetz auf, dass im Rahmen derselben höheren Sippe die Arten ein um so kleineres Areal erhalten, je weiter entfernt vom Nordpol sie ihre gegenwärtige Heimat haben, und er gab auch sogleich als wahrscheinlichen Grund dafür den Zusammenhang der Ländermassen in nördlichen Breiten und ihre zunehmende Trennung von 50° oder 40° n. Br. südwärts gerechnet an. Diese Begründung ist ganz richtig; aber es wird sich zeigen, dass die Entwicklung der Erde seit der Tertiärperiode gerade unter diesen Umständen geographischer Lage auf eine derartige Vertheilungsweise der Pflanzenarten hinwirken musste, nicht nur die erschwerte Wanderung in den südlicheren Ländern an sich. Denn es ist auf eine Ausnahme hinzuweisen: südlich der genannten Continentalausläufer liegt noch, zerstreut in den südlichen Meeren, ein kleines Länder- und Inselgebiet, zu dem das Feuerland mit dem südlichsten Patagonien selbst gehört, die Maluinen, Süd-Georgien, Kerguelen etc.; in diesem Gebiete und in den floristisch ihm sich anschliessenden Hochgebirgen im südlichen Australien, Neu-Seeland und Chile nimmt die Arealgrösse der einzelnen Arten wieder zu, obgleich die an Fläche geringen Gebiete sehr weit auseinandergerückt sind und den Arten gar nicht Gelegenheit zu continuirlicher Ausbreitung gegeben wird; hier herrschen Verhältnisse der Verbreitung, welche an die so weit ausgedehnten nördlichen Ländermassen erinnern, wenngleich nicht jene Arealausdehnungen der Nord-Polargebiete selbst erreicht werden. Erst in den letzten Jahrzehnten ist die Flora dieser »antarktischen« Gebiete so bekannt geworden, dass die Verbreitungsgesetze für ihre Arten mit in Betracht gezogen werden können, während A. DE CANDOLLE sie unberücksichtigt lassen musste. Auch ist dessen genanntes Gesetz in der ausgesprochenen Allgemeinheit nicht ganz scharf für den Vergleich von Subtropen und Tropen, z. B. für den Vergleich der Areale im mediterran-orientalischen Florenreich und derer im tropisch-afrikanischen Florenreich; die ersteren sind im Durchschnitt sehr viel enger als die letzteren; die Areale in den Mittelmeerländern und im Orient wetteifern vielfältig an Kleinheit und an Häufung endemischer Formen auf einzelnen Gebirgen und kleinen Inseln mit den Antillen, mit den Sunda-Inseln und tropischen Gebirgsstöcken. Im übrigen aber bleibt das Gesetz gültig. —

Da, wie wir unten sehen werden, die Mehrzahl der als richtige Bürger einem bestimmten Florenreich zukommenden Pflanzenarten sich in den Grenzen dieses Florenreichs hält, so drückt sich auch die eben geschilderte Grössenverschiedenheit der Arten-Areale in den von den Florenreichen eingenommenen Flächen aus, wenigstens so, dass das nördlichste, sich über alle Continente erstreckende Florenreich um vieles umfangreicher ist, als die einzelnen an den Südspitzen derselben Continente liegenden Florenreiche, bis dann im antarktischen Florenreich wenigstens eine grössere Zerstreutheit der Standorte wieder eintritt. Uebrigens darf man diese Sachlage nicht so auffassen, als ob wegen der weiten Areale im Norden die Florenreiche dort ebenfalls in weite Grenzen gerückt wären und umgekehrt im Süden: sondern weil die Entwicklung der nördlichen Florenreiche dem Zusammengreifen grösserer zusammenhängender Ländermassen unter gemeinsame Veränderungen günstig war, die Ent-

[1]) Vergleiche über den Begriff der Endemismen das oben pag. 205 Gesagte.

wicklung der australen Florenreiche sich aber auf kleinere und getrennte Räume beschränken musste, so sind in Folge hiervon die Areale der Arten im Norden gross, im Süden klein, nnd halten in den Tropen im Durchschnitt ein mittleres Maass.

Abgesehen von solchen Arten, welche, an der Grenze zweier oder mehrerer Florenreiche entstanden, sich in mehr als einem Florenreich haben ansiedeln und verbreiten können, giebt es auch eine geringe Zahl solcher, welche über sehr weite Länderräume verbreitet ein Areal von etwa $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ der Erdoberfläche besitzen, wenn man ihre äussersten Stationen durch Grenzlinien verbindet. A. DE CANDOLLE hat im Jahre 1855 eine Anzahl von 18 Arten Blüthenpflanzen zusammengestellt[1]) mit einem Areal gleich etwa der halben Landoberfläche.

Dieselben sind, systematisch geordnet, folgende: Monokotylen. Gramina: *Poa annua, Cynodon Dactylon*; Juncaceae: *Juncus bufonius;* Najadineae: *Potamogeton natans.* Dikotylen. Compositae: *Erigeron canadense, Eclipta erecta, Sonchus oleraceus;* Primulaceae: *Samolus Valerandi;* Solanaceae: *Solanum nigrum;* Labiatae: *Prunella vulgaris;* Calyciflorae: *Portulaca oleracea*; Salsolaceae: *Chenopodium murale, Ch. album;* Dianthaceae: *Stellaria media;* Cruciferae: *Capsella Bursa pastoris, Cardamine hirsuta;* Urticaceae: *Urtica urens, U. dioica.* — Das Areal von *Cardamine hirsuta* ist beispielsweise folgendes: Europa mit Ausschluss der arktischen Gegenden, ebenso Mittel- und Nord-Asien vom Kaspischen Meere bis Kamtschatka, und Nord-Amerika von Oregon im Westen und Kentucky im Osten nordwärts bis zu den arktischen Tundren; Gebirge in Algier, Abyssinien, Mauritius; im tropischen Asien auf den Nilgherries-Bergen und denen Ceylons; im tropischen und südlichen Amerika auf den Gebirgen Columbiens, in Chile (= *Cardamine flaccida* CHAM.), Buenos Ayres—Patagonien; im antarktischen Inselgebiet auf den Maluinen, in Auckland- und Campbell-Insel und Tristan d'Acunha; endlich in Tasmanien, Victoria, Neu-Süd-Wales und Queensland (montan!), Süd- und West-Australien.

Fast hundert Arten sind aufgezählt mit einem etwa $\frac{1}{3}$ der Erdoberfläche erreichenden Areal; unter diesen befinden sich viele subtropische Unkräuter, welche dem mittleren Europa fremd bleiben, während von den 18 zuerst genannten die Mehrzahl im mittleren oder gar nördlichen Europa häufig ist.

Als zweites Beispiel für eine Art dieser zweiten Abtheilung sei *Argemone mexicana* mit ihrem Areal genannt: Mittleres Nord-Amerika bis 30—40° nördl. Br., Mexiko, Peru, Brasilien, Chile; Sandwich-Inseln, Philippinen, Sunda-Inseln, indische Halbinsel; tropisches Afrika vom grünen Vorgebirge und Guinea bis zum Capland und Mauritius, St. Helena.

Ein anderes, durch die Discontinuität des Areals merkwürdiges Beispiel (vergl. oben, pag. 204—205) hat URBAN in den Berichten d. deutsch. bot. Ges., Bd. II, pag. 177, in *Hydrocotyle ranunculoides* hinzugefügt; dieselbe findet sich in Mittel- und Süd-Italien, Sicilien, Sardinien, Palästina und Transkaukasien; in Abessinien und auf Madagaskar; endlich in Amerika von den Vereinigten Staaten (Virginien) an über die Antillen, Mexiko, Ecuador, Bolivien, Chile bis zum östlichen und südlichen Brasilien, Paraguay und Nord-Argentinien.

Obgleich sich die Zahl dieser Arten von unverhältnissmässig weitem Areal vermehren lässt bei genauer Umschau, indem manche für verschieden gehaltene Arten sich als identisch erweisen, oder neue Standorte bei der Durchforschung ferner Länder entdeckt werden, so bleiben es doch immer wenige Arten im Vergleich mit der Masse von eng begrenzten. Immer ist die Zahl von Wasserpflanzen, entweder der untergetaucht schwimmenden oder der in Sümpfen aufrecht wachsenden, unter den weit verbreiteten Arten eine beträchtliche, z. B. in A. DE CANDOLLE's Liste 48 unter 117, und $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{5}$ von allen kann man als Begleiter oder Nachfolger der menschlichen Cultur betrachten; kein Baum befindet sich unter ihnen.

Diesen Arten mit weiter Verbreitung steht eine sehr viel grössere, aus Land-

[1]) Géogr. bot. rais., pag. 564—581.

pflanzen aller Vegetationsweisen gemischte Anzahl sehr eng beschränkter Arten gegenüber, deren Areal weit hinter demjenigen des Florengebietes (d. h. also der Unterabtheilung der Florenreiche) zurückbleibt, dem sie als Bürger angehören. Eine Zählung lässt sich kaum veranstalten, da der Begriff des »eng beschränkten« Areals wechselnd ist und auch je nach Umständen sein muss; in den nördlichen Florenreichen würde schon eine Art, welche sich in einem Areal von der Grösse Englands hält, als beschränkt gelten müssen; in dem südafrikanischen Florenreich würde ein solches Areal als ein ausgedehntes zu gelten haben, weil das ganze Florenreich dort nicht über mehr Plätze verfügt.

Doch lassen sich immerhin Pflanzen-Areale mit einander vergleichen, welche in allen Florenreichen absolut klein sind, auf einen einzelnen Bergstock oder eine einzelne Bergkette, auf ein einzelnes Thal oder eine abgegrenzte kleine Hochebene u. s. w. sich beschränken. Diese giebt es in allen Florenreichen, aber sie sind im nördlichen Reich am seltensten, am häufigsten im südwestlichen Capland und im südwestlichen Australien. Aus den deutschen Alpen ist die Scrophulariacee *Wulfenia carinthiaca* durch ihr kleines Areal an der Kühweger Alp berühmt geworden; die zu den Gesneraceen gehörigen *Ramondia*-Arten haben in den Pyrenäen, besonders aber in Serbien beschränkte Verbreitung. In Persiens Hochgebirgen findet sich eine charakteristische Primulacee, die Gattung *Dionysia*, in 12 polsterförmige Rasen bildenden Arten, von denen 10 nur ein einziges Mal, zum Theil an weit von einander entlegenen Standorten beobachtet worden sind; dieselben werden wenigstens ein nicht weit zerstreutes Areal besitzen, da sie sonst schon anderswo gesammelt worden wären. Von den Balearen waren seit lange 8 Arten als auf diese Inselgruppe beschränkt (»endemisch«) bekannt; durch die Untersuchungen jüngster Zeit hat sich die Zahl der Arten und Unterarten mit nicht über die Inseln herausgehendem Areal auf fast 30 gehoben. Sardinien zählt eine Blüthenpflanzen-Flora von ca. 1700 Arten; darunter sind 47 bis jetzt als streng endemisch zu betrachten[1]), und alle diese Arten haben überhaupt kein grosses, einige ein sehr kleines Standorts-Areal; noch reicher an beschränkten Arealen ist die Insel Corsika mit 58 endemischen Arten, und 38 weitere Arten theilen ihre Standorte nur zwischen diesen beiden Inseln. Die berühmte *Sequoia gigantea* der californischen Sierra Nevada war ursprünglich nur in einem einzigen Thale mit einem Bestande von kaum 100 Bäumen entdeckt; später ist allerdings noch ein zweiter, reicherer Gebirgsabhang als neuer Standort dazugekommen. Auf den Itatijahy als höchsten Berg in Süd-Brasilien scheinen sich mehrere Arten (z. B. eine Bromeliacee) zu beschränken; eine charakteristische Palmenform, *Glaziova* als Untergattung von *Cocos*, ist wild nur auf einem kleinen Gebiet derselben brasilianischen Bergzüge. Aber die grösste Zahl beschränkter Standorte scheint auf dem kleinen Raume des südwestlichen Caplandes vorzukommen; DRÈGE[2]), der das ganze Capland nach allen Richtungen hin botanisirend durchforscht und über 7000 Arten dort gesammelt hat, hat dennoch 58$\frac{0}{0}$ dieser Gesammtzahl in nur einem einzigen Distrikte des Landes aufgefunden, die Eintheilung jener Flora zu 20 solchen Distrikten angenommen; viele Arten sind bisher nur an einem Standorte gesammelt oder es ist wenigstens auch in der neueren grossen *Flora capensis* kein

---

[1]) Nach BARBEY, Florae Sardoae Compendium, 1885, pag. 10—17.

[2]) Siehe DRÈGE und MEYER, Zwei pflanzengeographische Documente. Beiträge zur Regensburger Flora 1843, Bd. II.

grösserer Standortsreichthum angezeigt; von den vielen *Erica*-Arten sind einige nur in einigen Schluchten des Tafelberges gesammelt, obwohl ähnliche Berggegenden in der Nähe oft durchstreift worden sind. — Jene Inseln, welche weiter von continentalen Florenreichen abgelegen sich selbständig haben entwickeln müssen, schon die Azoren und Canaren, besonders die Sandwich-Inseln, St. Helena, die Gallapagos-Inseln, auch antarktische Inseln wie Tristan d'Acunha und sogar noch Kerguelen-Insel, stecken natürlich voll von endemischen Arten, denen allerdings durch die Oceane die weitere Verbreitung versagt war. Jedenfalls sieht man, dass die Zahl der Arten mit sehr kleinem Areal eine nicht unbeträchtliche, eine erheblich grössere als jene für Arten mit weitem Areal sein muss.

Ueber die Gattungs-Areale lässt sich noch weniger Allgemeines sagen. Hält man an der monophyletischen Bildungsweise der natürlich abgegrenzten Gattungen fest (siehe oben pag. 218), so ergiebt sich daraus, dass die verwandten Arten in nicht zu weit von einander entfernten und gleichartig klimatisirten Ländern sich finden müssen und dadurch von selbst eine gewisse Grenze für das Areal ihrer Gattung bewirken. Dabei wird eine aus in ihrer Verbreitung beschränkten Arten bestehende Gattung, wie z. B. die obengenannte *Dionysia*, durch Aneinanderreihen der verschiedenen Arten-Areale ein sehr viel grösseres Areal erlangen als jede einzelne derselben, während andere Gattungen kaum ein grösseres Areal zu besitzen brauchen als die am weitesten verbreitete Art aus ihrem Formenkreise. So ist es z. B. mit der Gattung *Parnassia*, von der die eine sehr weit im nördlichen Florenreich verbreitete Art *P. palustris* nur an einigen wenigen Stellen von dem Verbreitungsgebiet der anderen Arten überflügelt wird. Im Durchschnitt müssen aber selbstverständlich die artenreichen Gattungen ein weit grösseres Areal als die Arten selbst annehmen, weil immer die Aussicht vorhanden ist, dass die eine oder andere Art mit grosser Verbreitungsfähigkeit und Acclimatisation den Gattungstypus hier oder dort in ein ursprünglich fremdes Florenreich überträgt und dort in einer neuen Fülle Arten zur Entwicklung bringt. Während man daher nach einer Reihe von Durchschnittsprüfungen sagen darf, dass häufig das Areal der Gattung die einzelnen Durchschnitts-Areale ihrer Arten um das 3- oder 4-fache übertrifft, ohne dass der Reichthum an Arten allein schon an diesem Verhältniss wesentlich ändert, so giebt es andererseits auch Gattungen mit sehr weitem Areal, mit Arten in allen möglichen Florenreichen.

Eine solche ist z. B. die aus der mitteleuropäischen Flora sehr bekannte Gattung *Epilobium*. Hier sehr häufig, und ebenso durch das ganze nördliche Florenreich in Asien und Nord-Amerika verbreitet folgt sie im westlichen Continent über Kalifornien südwärts hinaus der Andenkette und ist in mehreren hochandinen Arten von Venezuela bis Peru, Chile und auch dem nordwestlichen Argentinien verbreitet; in Asien geht sie nach Japan und südwärts darüber hinaus, ist auf den Khasia-Hills, wahrscheinlich auch weiter südwärts zerstreut, dann wieder im südöstlichen Ausläufer des asiatischen Continents mit einer Art im ganzen südlichen Australien, und besonders häufig in Neu-Seeland, wo 17 nicht-europäische Arten auftreten. Auch auf den Gebirgen Süd-Europas und des Orients ist sie in neuen Arten vertreten; dieselben sind zwar als solche wohl begründet, gleichen aber doch — wie man aus den neuen monographischen Sammel- und Abbildungswerken von HAUSKNECHT u. BARBEY *(Genus Epilobium illustratum)* ersehen kann — ungemein den bekannten mitteleuropäischen Typen, so dass man beim Anblick dieser kalifornischen, chilenischen, indischen oder neuseeländischen Arten nicht wie sonst in eine dem Mitteleuropäer fremde Welt gerückt wird. Hier ist also die deutliche Einheit der Heimat verloren gegangen. — Aehnliche Gattungen Europas mit so sehr ausgedehntem Areal sind beispielsweise noch *Carex*,

Juncus, Vaccinium, Rubus und *Anemone.* Gattungen mit sehr verschiedenem morphologischen Charakter in den verschiedenen Florenreichen, aber mit bedeutender Artenzahl und sehr weitem Areal sind beispielsweise *Senecio, Solanum, Euphorbia.*

Wenn artenreiche Gattungen ein sehr kleines Areal besitzen, so kann dies nur daher rühren, dass sie streng monophyletisch durch die Schranken ihres heimatlichen Florenreiches zusammengehalten wurden, wie es mit manchen Gattungen im Caplande der Fall ist (*Selago*); andere sind gewöhnlich auf Inseln entwickelt, welche zwar eine Entfaltung zu Artverschiedenheiten, aber keine Auswanderung gestatteten. So z. B. die Mehrzahl jener baumbildenden Compositen-Gattungen, welche oben (pag. 204) angeführt sind, eine Reihe anderer Gattungen von den Sandwich-Inseln, z. B. die Rubiacee *Kadua* mit allein 13 Arten, *Delissea* mit 24 Arten, die Labiaten *Phyllostegia* mit 14 und *Stenogyne* mit 17 Arten, Beispiele, welche durch ihre grossen Zahlen das Wesen der Sache genügend beleuchten.

Von den Ordnungen in Hinsicht auf Arealgrösse wird im II. Abschnitt noch ausführlicher die Rede sein; hier genüge es einstweilen hervorzuheben, dass viele von ihnen den grössten Theil der Erdoberfläche erobert haben, so aber, dass ihre Tribus, mindestens aber ihre Gattungen auf kleinere Ländergebiete beschränkt sind. Eine grosse Zahl von Ordnungen hat sich allein in den tropischen Florenreichen erhalten oder neu entwickelt, ein anderer Theil in den borealen, ein dritter in den australen Florenreichen, wenn auch Uebergriffe von dem einen in das andere Erddrittel durch Wanderung einzelner Gattungen häufig sind; viele Ordnungen sind den tropischen und australen Florenreichen mehr gemeinsam, als den tropischen und borealen. Eine kleine Zahl gewöhnlich nur mit wenigen Gattungen auftretender Ordnungen hat in den australen Florenreichen ein ziemlich eng begrenztes Areal.

Die Frage nach dem geographischen Ursprunge der Sippen, zunächst der Arten, ist mit Vorsicht zu beantworten und darf nicht immer nach dem augenblicklichen Zustande ihres Areals abgeurtheilt werden. Glaciale Arten, welche wir jetzt in weitem disjuncten Areal von den Nordpolarländern durch Canada Sibirien, Skandinavien hindurch bis zu den Pyrenäen, Alpen, Karpathen, Kaukasus, Thianschan, Himalaya, ostasiatischen Hochbergen, Rocky-Mountains bis Colorado und Neu-Mexiko, Alleghanies oder White-Mountains als »arktisch-alpine« Bürger verbreitet finden, können im hohen Norden ihren einstigen Ursprung gehabt und südwärts ihre Wanderungen vollzogen haben, ihre arktische Heimat kann am Beringsmeer, sie kann auch in Skandinavien und Labrador gelegen haben. Sie können an sich betrachtet ebenso gut den südlicher gelegenen Hochgebirgen entsprungen sein, und es ist für weitere Fragen der geographischen Erdentwicklung durchaus nicht gleichgültig, ob man nun die europäischen Alpen, oder den sibirischen Altai, oder die Rocky-Mountains als ihren Hochgebirgs-Ursprungsort anzusehen und ihre Wanderung hierhin oder dorthin gerichtet anzunehmen hat. Der genetische Ursprung kann also an der nördlichen, oder an der südlichen Grenze des jetzigen Areals einer solchen Pflanze sein, er kann in dessen Mitte oder sonst irgendwo sein; er kann auch in einem Lande gelegen haben, welches jetzt gar nicht mehr von dem Areal der Pflanze umschlossen wird, wie das für eine Reihe arkto-tertiärer Pflanzen, d. h. solcher Arten, welche zur Tertiärzeit im hohen Norden entstanden und mit südwärts gerichteter Wanderung durch die Eiszeit aus ihrer Heimat verdrängt sich neue Heimatländer suchen mussten, gewiss ist. — Die Fragen nach den Ursprungsorten fallen anders aus, wenn wir sie auf Arten richten, welche in ruhig weiter entwickelten Gebieten

leben, z. B. auf alten oceanischen Inseln. Die heute endemischen Arten mit beschränktem Areal auf Gebirgsstöcken, wie z. B. die ca. 200 guten Arten, welche die europäischen Alpen charakterisiren, werden grösstentheils an Ort und Stelle, d. h. in der Alpenkette selbst sich herausgebildet haben; nothwendig ist dies nicht, denn sie können gleichfalls als Reste einer früheren weiteren Verbreitung sich dorthin zurückgezogen haben und fehlen nun an allen anderen früheren Standorten. Zur Gewissheit wird in vielen Fällen diese Möglichkeit, wenn wir die Ursprungsfrage auf die höheren Sippen, auf die Art-Rotten und Sectionen, auf die Gattungen selbst, ausdehnen. Dann zeigen sich in der verwandtschaftlichen Verknüpfung oft geographische Verbindungsfäden, welche dieses oder jenes »endemische« Glied als losgerissenes Stück eines grösseren Formenkreises erscheinen lassen, losgerissen und verschlagen vielleicht durch eine Wanderung um eine Erdperiode früher und seit der Zeit in Isolirung zu einer repräsentativen Art geworden. Das Zurückgehen in der Ursprungsfrage auf die höheren Sippen zumal deckt die alten Wanderungslinien in den verschwundenen Erdperioden auf und führt so an der Hand der Geologie, mit dieser und für sie gemeinsam arbeitend, auf einzelne bedeutungsvolle Phasen in der Entwicklungsgeschichte der Erde.

Es war von GRISEBACH in seiner *Vegetation der Erde*[1]), in einem die klimatischen Einflüsse auf das Pflanzenleben und beider Zusammenwirken auf die Bekleidung der Länder und Inseln mit einem Florengewande meisterhaft zusammenfassenden und schildernden Werke, zugleich auch der Versuch gemacht, die Ursprungsfragen für disjuncte Areale und auffällige Verbreitungsverhältnisse durch Zurückführen allein auf in der jüngsten Erdperiode wirksame Kräfte der Wanderung zu lösen und die Pflanzengeographie durch Beschränkung der Hypothesen auf dieses eine Gebiet von der geologischen Entwicklungsgeschichte der Landschaften zu trennen. ENGLFR hat dann in seinem *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode*[2]), die Pflanzengeographie in letzterer Hinsicht auf den richtigen Standpunkt zurückgeführt, indem er alle auf die Ausbildung des heutigen Florenbildes in Folge der Vorgänge in den früheren (besonders der letzten) Erdperioden bezüglichen Thatsachen und Theorien zu einer durchgearbeiteten Gesammtdarstellung brachte. In dieser sind die Ursprungsfragen für die Bürger der einzelnen Florenreiche und die alten Wanderungslinien im Anschluss an die jüngsten Umgestaltungen der Erdoberfläche abgeleitet.

Man muss nur unterscheiden in den Erklärungen, warum eine bestimmte Pflanze an einer bestimmten Localität auftritt, und mit welchen äusseren und inneren Mitteln sie daselbst ihre Fortdauer erzielt. Findet man z. B. *Linnaea borealis* auf dem Brocken, in den norddeutschen Bruchwäldern und in den Alpen, so sind es ganz getrennte Fragen, zu untersuchen, wie sie überhaupt dahin gekommen sei oder wie das Klima ihres Standortes sie vor den Mitbewerbern um den Platz schützt; die letztere Untersuchung ist eine sehr interessante, alle klimatischen Faktoren und die pflanzliche Periodicität vergleichend berücksichtigende; aber die Ursprungsfrage hat mit dem Klima der Gegenwart direct nichts zu thun, sondern hat in einer anderen Weise vorgehend die alten Wanderungslinien im Anschluss an klimatische Verhältnisse einer verschwundenen Zeit zu prüfen.

[1]) 1. Ausgabe Leipzig 1872, 2. Ausgabe Leipzig 1884.

[2]) In 2 Bänden Leipzig 1879—1882.

Um auf das herausgegriffene Beispiel kurz einzugehen, sei bemerkt, dass *Linnaea borealis* auch zu den alpinen Arten der Rocky-Mountains gehört, welche ENGLER (a. a. O., Bd. I, pag 150) kritisch zusammengestellt. »Während im östlichen Nord-Amerika nördlich von den Alleghanies die Gebirge in ihrer alpinen Region fast keine endemische Form besitzen und die arktisch-alpine Mischlingsflora dominirt, ist in der alpinen Region der Rocky-Mountains eine erhebliche Zahl von endemischen Formen vorhanden, die theilweise mit Arten der arktisch-alpinen Flora, theil weise mit Arten der unteren Regionen nahe verwandt sind. So entsteht auch hier die Frage, ob diese endemischen Formen später entstandene Arten sind, welche sich aus den nach den Rocky-Mountains gelangten arktisch-alpinen Arten entwickelt haben, oder aber, ob nicht die verwandten und jetzt weit verbreiteten arktisch-alpinen Arten ebenso wie ihre jetzt in den Rocky-Mountains endemischen Verwandten daselbst zusammen entstanden sind und an den übrigen Orten ihres ausgedehnten Verbreitungsbezirks nur secundär auftreten. Dies muss in jedem einzelnen Fall durch eingehende Untersuchung der Verwandtschaftsverhältnisse und der Verbreitung entschieden werden.«

Es ist wahrscheinlich, dass *Linnaea* in dem nordamerikanischen Gebiete ihren einstigen Ursprung genommen und von da sich weithin verbreitet hat.

Es genügt also zu einer rationellen Auffassung der Pflanzenareale nicht allein ihre jetzige statistisch festgestellte Grösse, auch nicht unter Hinzufügung der diesem Areal eigenthümlichen Ausdrucksweise des Klimas; sondern es ist immer die Frage offen zu halten und zum Zweck eines befriedigenden Verständnisses herzuholen, wie die heutige Vertheilung geworden sei; dieses Ziel kann nur durch Zurückgehen in die früheren Erdperioden wo möglich im Anschluss an die verschwundene fossile Pflanzenwelt erreicht werden, und die jüngsten Erdperioden sind in ihren Wirkungsweisen auf die jetzigen Verhältnisse naturgemäss von der grössten Bedeutung gewesen, sei es nun dass wir dabei an die geringfügigeren Klima-Oscillationen BLYTT's mit ihren bald diese, bald jene wandernden Pflanzen bevorzugenden Wirkungen denken, oder an die so viele nördliche Arten bis weit nach Süden vorschiebenden Eiszeiten, oder an die den Grundstock zu dem jetzigen Aufbau der Florenreiche liefernde jüngere Tertiärperiode. Bis in das ältere Tertiär und stellenweise bis in die Kreide zurückzugehen ist für viele kaum in den Anfängen begonnene Fragen nöthig; denn die orographischen Verhältnisse und Total-Configurationen der Länder gegenüber den Oceanen sind zusammen mit dem jedesmaligen Klima in allen Perioden maassgebend für die Wanderungswege und Ausbreitungsmöglichkeiten der einzelnen Arten — mithin der durch sie vertretenen Gattungen und Ordnungen — gewesen.

Um an einem Beispiele zu zeigen, wie weit eine jetzt auf ein eng begrenztes Areal beschränkte Gattung sich zurückgezogen haben kann und wie wenig Veranlassung zwingender Art vorliegt, eine solche stets als in dem jetzt eng begrenzten Areal entstanden zu betrachten, mag eine Untersuchung an den alten *Sequoia*-Arten von HEER[1]) hier erwähnt werden. Dieselbe wird jetzt nur noch in zwei lebenden Arten angetroffen, welche zu den charakteristischen »endemischen« Formen Kaliforniens gehören, *Sequoia gigantea* (der Mammuthsbaum) und *S. sempervirens;* beide bilden also jetzt eine in zwei Sectionen (*Wellingtonia* und *Eu-Sequoia*) zerfallende, auf Kaliforniens Berge beschränkte Gattung. Allein die Gattung ist alt; im fossilen Zustande sind 24 Arten von ihr gefunden, von denen die Mehrzahl (14) tertiär war und deren Arten von den arktischen Gegenden (Island) bis zur Schweiz und Italien, bis Central-Asien und Japan neben der jetzigen Gattungsheimat Nord-Amerika verbreitet waren; Kalifornien ist also nur ein kleines Erhaltungsgebiet eines einst sehr grossen Areales für eine grössere Gattung; die

[1]) Gartenflora 1879, pag. 6—10.

Species *gigantea* und *sempervirens* als solche mögen ihren Ursprung immerhin im westlichen Nord-Amerika gehabt haben. — Aehnlich, aber nicht ganz so, ist es mit jenem Stamme ergangen, von dem jetzt nur noch als einziger lebender Repräsentant die interessante chinesische Conifere *Salisburya adiantifolia* (»Gingko«) übrig ist;[1]) diese Sippe ist im sibirischen Jura zuerst fossil aufgefunden und es sind aus jener Periode 26 Gattungs- oder Sectionsgenossen bekannt geworden; seitdem ist sie — immer nur nach den fossilen Resten zu urtheilen — seltener geworden, bis im Tertiär noch 4 Salisburyen im nördlichen Waldgebiet und dem hohen Norden vorkamen, alle abweichend vom Artcharakter der jetzigen einzigen, in China »endemischen« Art. —

Unter Hervorhebung der wichtigsten allgemeinen Sätze, welche sich aus den vielen in dieser Beziehung gemachten Studien an den Arealen jetzt lebender und fossiler Pflanzen, sowie aus der Vergleichung der Sippenareale überhaupt mit Berücksichtigung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen zu anderen Sippen ergeben haben, können daher folgende Anschauungen als massgebend für die Ursprungsfragen hingestellt werden: Weil viele Gattungen, von denen jetzt nur eine oder wenige Arten auf eng umgrenztem Gebiet lebend gefunden werden, in den früheren Erdperioden nachweislich viel artenreicher gewesen und in einem ganz anderen, oft viel grösseren Areal ausgebreitet gewesen sind, so hat man die Heimat einer solchen Gattung, überhaupt einer bestimmten Sippe, nicht immer da zu suchen, wo dieselbe jetzt allein oder in reichster Entwicklung gefunden wird; die augenblickliche Heimat solcher Pflanzen kann zwar ihr Entstehungsgebiet sein, wird aber vielfältig nur ihr Erhaltungsgebiet sein, wenngleich sich die Sippen vom Artrange in der Mehrzahl der Fälle, wo sie in einem gut abgeschlossenen, natürlich-geographischen Ländergebiete allein vorkommen, als solche wohl in der Regel dort gebildet haben werden. Artenarme Gattungen können daher ebensogut (und thatsächlich wahrscheinlich häufiger) Reste von früher viel reicher entwickelten Sippen sein, als sie in einem Florenreich zuerst neu auftretende wahrhaft endemische Bildungen sein können; ist das erstere der Fall, sind sie Resterscheinungen, so zeigen sie an, dass in dem Gebiete, dem sie jetzt noch angehören, die früheren Existensbedingungen für die betreffenden Sippen längere Zeit fortgedauert haben, und in diesem Gesichtspunkte sind sie in einer anderen Weise für die Charakterisirung ihrer jetzigen Heimat - Florenreiche werthvoll.

Diese Ursprungsfragen erfordern gewöhnlich eine abweichende Behandlung je nach den Florenreichen, in deren Rahmen sie sich abspielen; was in den Tropen von einzelnen Ordnungen hinsichtlich ihrer Verbreitungsgeschichte gilt, gilt in den borealen Ländern nur von einzelnen Gattungen. Denn nur in den Tropen und in den Subtropen (sowohl den nördlichen als den südlichen Subtropen bis etwa zum 35. Breitengrad), welche im Lauf der späteren geologischen Epochen nur wenigen Veränderungen unterworfen waren, finden wir gewisse Ordnungen, oder von wiederum anderen Ordnungen einzelne Tribus, auf einige abgeschlossene geographische Gebiete völlig beschränkt, die entweder hier allein erhalten blieben oder aus einem jetzt nicht mehr deutlich erkennbaren Zusammenhange heraus sich hier in räumlicher Abgeschiedenheit frei entwickelt haben. In den jünger consolidirten, seit Beginn der Tertiärperiode noch mehrfach veränderten Gebieten finden wir etwas Aehnliches in der Formver-

[1]) Vergl. O. Heer in Engler's botan. Jahrb. Bd. I. pag. 1.

breitung einer einzelnen Ordnung nicht, sondern nur bei einzelnen sich damals reich entwickelnden Gattungen im Rahmen eines weiten Ordnungsareales.

Aus dem allen ergiebt sich endlich von selbst, dass gerade so wenig wie feste Abschlüsse zwischen den einzelnen Sippen beispielsweise vom Ordnungsrange existiren müssen, auch keine festen Grenzen zwischen den einzelnen Florenreichen gezogen sind; wie die natürliche Verwandtschaft die Ordnungen verbindet und ihre Grenzen, wenn nicht unberechenbare Zwischenfälle tiefe Trennungen durch Aussterben der Zwischenformen herbeigeführt haben, unsicher macht, so greifen die Wanderungen der Pflanzen aus sehr verschiedenen Heimaten in einander ein und bringen, wo nicht die grösste räumliche Abgeschiedenheit obwaltete, die Produkte entlegener Bildungsstätten mit einander in Vermischung. Wie man die einzelnen Ordnungen nicht als isolirte Bildungen, sondern im Kreise ihrer natürlichen Verwandtschaft betrachten muss, so hat man die Floren aller Länder als mehr oder minder stark gemischte Zusammensetzungen aus räumlich und zeitlich verschieden entstandenen Sippen anzusehen.

Dieser Grundsatz lässt die Floren vom pflanzengeographischen Standpunkte aus anders betrachten als früher, wo man in ihnen den Ausdruck eines bestimmten einheitlichen Charakters finden wollte, beeinflusst in alleiniger Instanz durch die äusseren Verhältnisse: Boden und Klima. Wenn es nöthig ist, noch irgend eine Veranschaulichung für das hinzuzufügen, was diese beiden ursächlichen Lebensbedingungen des Pflanzenreichs in dieser Hinsicht für eine Rolle spielen, so könnte man sie vergleichen mit den klimatischen Wirkungen eines einzelnen Frühjahrs auf die Blüthenfülle: man sieht dieselbe unter der Gunst oder Ungunst der Witterung sich früher oder später, reicher oder ärmer entwickeln; eine kurze, schöne Periode kann in Bäumen, Sträuchern und Stauden ein Blüthenmeer hervorrufen, eine Frostnacht kann alle Hoffnungen des Menschen auf den Erfolg der April- und Maiblüthen vernichten. Dies ruft bei Unerfahrenen den Eindruck hervor, als ob der Frühling jedes Jahres alle die Blüthen erzeugte, die man sich unter seiner Herrschaft entwickeln sieht; der Erfahrene weiss, dass alle blühenden Blumen jenes Augenblicks die Produkte der sommerlichen oder herbstlichen Thätigkeit während des Vorjahres sind, und dass der Frühling selbst nicht neu schaffen, sondern nur zur Entfaltung bringen oder zerstören kann. So ist die Wirkungsweise des Bodens und Klimas auf die Zusammensetzung der augenblicklichen Flora eines Landes aufzufassen: sie können in ihrer Zusammenwirkung nur zur reichen Entfaltung bringen, einschränken oder vernichten das, was an geschichtlich aus der Vorvergangenheit jenes Landes bedingten Pflanzenarten hier überhaupt möglich ist; und möglich sind alle diejenigen Gewächse, welche bis zu dieser Zeit seit kurzem oder langem hier gelebt haben sowie diejenigen, deren Verbreitungsfähigkeit bis hierher reicht. —

Zum ersten Male ist dieser Grundsatz, die Flora eines Landes im Zusammenhange mit seiner geologischen Entwicklung aufzufassen, im grossartigen und einen Umschwung in der Geschichte der Floristik anzeigenden Massstabe für die englische Flora von FORBES[1]) durchgeführt, in einer zugleich die Methode und Behandlungsweise der Frage in Ländern des nördlichen Florenreiches allgemein

[1]) Report of the meeting of the Brit. assoc., Cambridge 1845 (Annals nat. hist. Bd. XVI. pag. 126; und weiter: On the connexion between the distribution of the existing Fauna und Flora of the British isles, with the geological changes which have affected their area especially during the northern drift; London 1846. Mit 2 Karten. (Memoirs of the Geological Survey 1846. —)

gut veranschaulichenden Weise, weshalb hier beispielsweise darauf eingegangen wird.

Vergleicht man die Verbreitungsmittelpunkte in den Arealen der in Grossbritannien einheimischen Pflanzenarten, so findet man — empirisch ausgedrückt — dass deren Hauptmasse in Deutschland, speciell im nordwestlichen Deutschland liegt. Aber ausser dieser Hauptmenge von beiden geographischen Landschaften gemeinsamen Pflanzen giebt es einige kleinere Kategorien von Arten in Grossbritannien, deren Areal auf ganz andere Länder hinweist und welche Deutschland selbst theilweise ganz fehlen. Die bemerkenswertheste Kategorie von ca. 12 Arten lebt in den Gebirgslandschaften des westlichen oder südwestlichen Irlands, nämlich 6 Arten von *Saxifraga*, 2 Arten von *Erica*, *Daboecia polifolia* (Ericacee) und *Arbutus Unedo* (Ericacee); diese finden sich ausserdem im südwestlichen Frankreich zunächst wieder, in Spanien und Portugal zumal an dem nordwestlichen Küstengebirge, auch auf den Azoren und auf Madeira. Eine andere Kategorie von Arten ist dem südlichen Irland und England mit Frankreich gemeinsam, und zwar weisen von diesen die in Süd-Irland, Devonshire, Cornwallis und auf den Kanal-Inseln lebenden Arten in ihrem Areal auf das westliche, die in den südöstlichen Kreidedistrikten Englands lebenden Arten auf das nordöstliche Frankreich hin. Eine dritte, ganz andere Kategorie findet sich in den Hochlanden von Wales, Nord-England und Nord-Schottland und weist durch ihr Gesammtareal auf den hohen Norden hin, theils in Skandinavien als nächstliegendem Lande und dort auf den norwegischen Fjelden, theils in Labrador, Grönland u. s. w. Von diesen Arten können viele auch in Deutschland verbreitet sein, dann aber ebenfalls nur in den Hochgebirgen und speciell in den Alpen oder auch Sudeten und Karpathen; unter ihnen ragt *Dryas octopetala* hervor, *Thalictrum alpinum* (auf den meisten der Hochberge in Wales und Schottland), mehrere *Carex*-Arten, mehrere *Saxifraga*-Arten von ganz anderem Charakter in ihrer Heimath als die 6 oben angedeuteten, nämlich *S. oppositifolia, caespitosa stellaris, nivalis, aizoides, Hirculus* und *rivularis* etc. — Während man nun immer stillschweigend angenommen hatte, dass die Naturkräfte der Gegenwart, das Meer, die Flüsse, Winde mit ihrer samenverbreitenden Gewalt, oder samenverschleppende Thiere im Stande gewesen seien, *in der jüngsten Erdperiode ganz allein* diese Mischlingsarten aus ihrem grösseren Areal heraus an die zerstreuten Plätze in Grossbritannien zu bringen, so erklärte FORBES dieselben für unzureichende Mittel einer so grossen Anzahl ständiger Bürger gegenüber, welche — wie wir jetzt hinzufügen können — durch die Genossenschaft von Arten, in der sie sich als ein der Invasion mitteleuropäischer Pflanzen kräftig widerstehender Relict zeigen, das Unzulängliche einer hier und da samenausstreuenden Zufälligkeit zeigen. A. BLYTT[1]), dem das grosse Verdienst zukommt, die Grundideen von FORBES nicht nur auf die norwegische Flora in einem viel entwickelteren Sinne übertragen, sondern auch derartig erweitert zu haben, dass nun seine Anschauung von der Wirkungsweise oscillirender Klimaschwankungen (siehe oben pag. 202) von Norwegen auf andere Länder je nach deren geographischer Natur übertragen werden kann, berührt ausführlich die Wanderungsfrage solcher, an einzelnen zerstreuten Punkten in ganz anderen Genossenschaften auftretender Arten, speciell der auf den hohen Norden als ihre Heimat hinweisenden.

[1]) Die Theorie der wechselnden kontinentalen und insularen Klimate, in ENGLER's botan. Jahrbüchern, Bd. II, pag. 1—50; Essay on the immigration etc.

»Bei einer Menge der selteneren Arten sind die Sprünge in der Verbreitung geradezu Staunen erweckend, denn oft liegen mehrere Breitengrade zwischen den Fundorten derselben Art, ja einzelne arktische Pflanzen sind so selten, dass sie in der ganzen Alten Welt nur an einem einzigen Fundorte getroffen worden sind. Wenn man diese grossen Sprünge in der Ausbreitung der Arten und Artgruppen erklären will, sieht man sich vor die Frage nach der Pflanzenwanderung gestellt. Wandern die Arten in der Regel Schritt für Schritt, oder pflegen sie auf einmal grosse Strecken zu überspringen? Einzelne Arten können unzweifelhaft ein einzelnes Mal durch Meeresströme, Winde oder Vögel nach fernen Gegenden verführt werden; aber das solchergestalt übersiedelte Samenkorn hat nur sehr geringe Aussicht keimen zu können, da es den Boden schon durch einheimische Pflanzen besetzt findet, welche in Massen von Individuen vorkommen. Die tägliche Erfahrung zeigt ausserdem zur Genüge, dass die schrittweise Wanderung die Regel ist. Wenn wir daher das zerstreute Auftreten nicht einzelner Arten, sondern ganzer Gruppen von Arten (»Genossenschaften«) an weit von einander entfernt liegenden Orten uns verständlich machen wollen, so hat keine Erklärungsweise grössere Wahrscheinlichkeit für sich als die, dass jene Artgruppen einmal unter begünstigenden klimatischen Verhältnissen über Gegenden ausgebreitet waren, aus welchen sie später verdrängt worden sind, und dass ihre nunmehrige Seltenheit und die Sprünge in ihrer Verbreitung die Folge eines theilweisen Aussterbens sind, welches durch Veränderungen des Klimas veranlasst wurde. Die gegenwärtige Verbreitung der Pflanzen ist somit nicht allein durch das Klima der Gegenwart bedingt, sondern in wesentlicher Beziehung auch eine Folge der wechselnden Ereignisse verschwundener Zeiten.« —

Nach diesen in der jüngeren Forschung so vielseitig entwickelten und gereiften Erfahrungen hat nun damals Forbes schon mit in der Hauptsache richtigen Grundsätzen das Urtheil gefällt, dass die gegenwärtige grossbritannische Flora aus verschiedenen Besiedelungs- und Einwanderungszeiten herstamme. Die Kategorie von irisch-spanisch-oceanischen Saxifragen und Ericaceen wird als aus den ältesten Zeiten der gegenwärtigen Flora bestanden gebliebener Rest hingestellt, wo sich die mediterrane Flora weit mehr nach Norden ausdehnte als jetzt, und wo in vermutheter Landverbindung Irland mit Spanien zusammenhing. Als darauf in der zweiten und dritten Periode der Kanal La Manche zuerst westwärts, dann auch im Osten durch Landverbindungen geschlossen gewesen sei, seien die west- und die ostfranzösischen Pflanzen in England eingezogen. Die arktisch-alpine Flora der Hochlande führt Forbes, wie jetzt allgemein geschieht, auf die Eiszeit und die in ihr erfolgte Vernichtung der meisten wärmer-temperirten Pflanzen mit nachfolgendem Einziehen der hochnordischen Arten zurück. Nach deren Beendigung sollen dann die jetzt in der englischen Flora tonangebenden Arten auf der Landverbindung zwischen der norddeutschen Küste und Südost-England eingerückt sein und die Glacialpflanzen unter dem sie begünstigenden milder gewordenen Klima auf ihre jetzigen beschränkten Stellen zurückgedrängt haben; erst hinterher sei die Nordsee in ihrer jetzigen Gestalt und Grösse dazwischengetreten und habe England isolirt.

Um nur in einem Punkte noch näher auf dieses Beispiel einzugehen, sei auf die interessante Flora der Faröer-Inseln hingewiesen, welche trotz des milden Klimas doch unverhältnissmässig viel arktische Pflanzen schon vom Fusse der Berge und Klippen an zwischen der gewöhnlichen mitteleuropäischen Flora bebesitzen.

Hier ist *Rhodiola rosea* neben *Polypodium vulgare* gemein, *Luzula maxima* uud *spicata; Thalictrum alpinum* schon in geringer Meereshöhe, aber vorherrschend von 400 Meter Höhe an, gemischt mit *Dryas otopetala, Salix herbacea, Azalea procumbens, Veronica alpina;* und bei 600 Meter beginnend *Papaver nudicaule, Arabis petraea, Sibbaldia procumbens, Silene acaulis* und viele Saxifragen.

Das Ueberwiegen dieser hocharktischen Pflanzen lässt sich auf die sehr schwach gebliebene Invasion der gewöhnlichen mitteleuropäischen Vegetation zurückführen, welche wahrscheinlich diese Inselgruppe nicht auf neu entstandener Landbrücke erreicht hat; dagegen ist es wahrscheinlich und von mir an anderem Orte ausführlicher auseinandergesetzt[1]), dass gerade über die Faröer hinweg von Island und Grönland aus die arktische Besiedelung Schottlands und Englands in der Eiszeitperiode erfolgt sei. —

Soll für Deutschland, in dessen Pflanzenverbreitungsgeschichte viele Züge aus den Anführungen von Forbes sich wiederholen lassen, noch ein anderes Beispiel für Ursprungsfragen und Wanderungslinien angeführt werden, — immer nur um die Methode zu beleuchten — so mag auf eine geistvolle Untersuchung von Loew[2]) hingewiesen werden, in welcher er den Einzug östlicher Stromthal- und Steppenpflanzen im Anschluss an die Geologie des Landes betrachtet. Eine grosse Zahl solcher Pflanzen des Ostens, welche im südöstlichen Russland gemein zu sein und im westlichen Deutschland zu fehlen pflegen, treten in einer mehr oder weniger geschlossenen Genossenschaft im Gebiet der östlichen Ströme Deutschlands auf. Ihre Standorte sind nicht regellos zerstreut, sondern lassen eine gemeinsame Anordnung erkennen: für die Mark Brandenburg beginnen sie beispielsweise von Osten her im Netze- und Warthethal und greifen von hier aus auf den unteren Oderlauf über. An den Thalrändern des Oderbruchs drängen sie sich am dichtesten zusammen und strahlen von da in verschiedenen Richtungen weiter aus. Für diese Bürger der Flora wird die Einwanderung zurückgeführt auf jene ältere, doch nicht vor die Eiszeit zurückreichende Periode deutscher Orographie, in der das Bett der Weichsel mit dem der mittleren Oder und Elbe vereinigt war und sich als ein Strom von ganz anderer Richtung und Zuflussaufnahme bei Hamburg in das Meer ergoss: zu jener Zeit konnten die damaligen häufigsten Stromthalpflanzen, welche in einer anderen klimatischen Oscillation andere waren als heute und eben den pannonischen Charakter besassen, sich diesem Flusslaufe entlang an einer jetzt nicht mehr vorhandenen Wanderungslinie ausbreiten. Die heute in dem Oderbett wachsenden charakteristischen Flussuferpflanzen sind andere und müssen, ihrer Verbreitung nach zu urtheilen, erst später eingewandert oder wenigstens als dominirende Genossenschaft verbreitet sein, nämlich zu einer Zeit, in welcher der heutige Oderlauf schon existirte und seine alten Verbindungen abgebrochen hatte. Zwischen der jetzigen Hauptflora sorgen Klima und Bodenverhältnisse für die Erhaltung jener älteren Genossenschaft, welche an den alten Standplätzen hartnäckig für ihr Dasein kämpft und den Platz behauptet.

§ 2. Die gegenwärtigen Florenreiche und Florengebiete.

Nach den im ersten Paragraph gemachten Auseinandersetzungen sind die zu verschiedenen Entwicklungsgebieten gehörigen Glieder, die verschiedenen »Floren-

---

[1]) Ausland, 1883, No. 17, pag. 325—329.

[2]) Ueber Perioden und Wege ehemaliger Pflanzenwanderungen im norddeutschen Tieflande; in Linnaea Bd. XLII pag. 511—660.

elemente«, trotz der engen Beschränktheit so vieler Areale von Arten und Gattungen in stetem Fluss und Vermischungsbestreben. Richtig abgeschlossene Gebiete sind nicht denkbar; wo auch jetzt im Ocean einsame Eilande liegen, können früher Landverbindungen bestanden haben, auf denen wandernde Pflanzen sich den Boden streitig machten, und die nun das Gemisch jener Eilandsflora bilden; stets können Einzelwanderungen, durch Vögel und Winde ermöglicht, eine scheinbar augenblicklich abgeschlossene Flora stören und mit einem fremden Elemente versehen.

Trotzdem wäre es der grösste Fehler, wollte man aus diesen Gründen die Flora der gesammten Festländer und Inseln als eine verschwommene Masse wirr durch einander gewebter Areale von Einzelarten betrachten: es giebt trotzdem in der Vegetation der Erde eine im allgemeinen feste Anordnung, ziemlich abgeschlossene Entwicklungsgebiete und greifbare Charakterzüge der Flora in ihnen. Der Mitteleuropäer wird, nach dem Amazonenstromthal versetzt, in der dortigen ursprünglichen Natur und fern von etwaigem Felderanbau sofort fühlen, dass er in einer ihm völlig fremden Pflanzenwelt sich befindet, er wird fast nie eine Art, nicht einmal eine Gattung seiner Heimat wiederfinden, ja er wird in den Ordnungsgenossen nur mit systematischer Uebung die Verwandten wiedererkennen. Geht er mit der Kenntniss Nord-Brasiliens über die Andenkette hinweg zum südlichen Chile, so wird die Mühe des Kennenlernens einer wiederum völlig fremden Vegetation wieder beginnen, wenngleich sie ihm durch die vorher erworbenen Kenntnisse erleichtert wird; von da zum Capland gehend wird er äusserliche Aehnlichkeiten in grosser Zahl, aber keine innere Uebereinstimmung in der Vegetation bemerken, und viele nie von ihm bisher gesehenen Ordnungen der Ordnungsgruppen treten neu auf. Es giebt also gewisse Kernpunkte unabhängiger Florenentwicklung, um welche herum engere oder weitere, mit den Verbreitungslinien der Hauptmasse von Arten übereinstimmende Grenzen zu ziehen sind, um die Gesammtflora der Erde nach ihrem geographischen Charakter zu gliedern. Die Hauptglieder, welche sich bei dieser Eintheilung ergeben, wollen wir »Florenreiche« nennen[1]), deren Unterabtheilungen »Florengebiete«, und ihr Charakter soll, es mag die physikalische Landesnatur sein welche sie wolle und sie mag die biologische Ausdrucksweise der Vegetation in dieser oder jener Richtung beeinflussen, in den Sippen des natürlichen Pflanzensystems liegen.

Es ist wichtig, auf die Consequenzen hinzuweisen, welche in dieser Art und Weise der Charakterisirung enthalten sind. Die Biologie der Pflanzen folgt in erster Linie dem Klima, und die Arten aller möglichen Ordnungen können durch gleiches Klima zu einer analogen Biologie gezwungen werden, ohne dadurch jedoch ihre verschiedene Stammesangehörigkeit einzubüssen. Etwa 50 verschiedene Ordnungen lassen einzelne Repräsentanten in die hocharktische Flora eintreten; noch viel mehr — sie sind noch nicht registrirt — schicken andere Arten in die Wüstenflora der verschiedenen Länder. Es giebt arktische *Oxytropis-* und *Astragalus-*Arten, andere Arten derselben Gattung in den boreal-subtropischen Wüsten. Acacien und Mimosen können in die Wüsten eintreten, wenn diese Gattungen für sie ein Besiedelungsanrecht besassen durch ihr Vorkommen in benachbarten regenreichen Tropen; ebenso Umbellaten, Cruciferen, wenn diese ihr Bürgerrecht durch Anstossen derselben Wüste an ein boreales Gebiet erhalten. — So ist z. B. die Sahara, welche im Norden an das mediterran-orientalische Florenreich und im Süden an das tropisch-afrikanische Florenreich anstösst, von diesen beiden Nachbarreichen älterer

---

[1]) Vergleiche dazu die längeren Ausführungen in meiner früheren Abhandlung: »Die Florenreiche der Erde« (Ergänzungsheft Nr. 74 zu PETERMANN's Geograph. Mittheilungen 1884), pag. 3 u. folg.

Constitution, als sie selbst ist, besiedelt und theilt demnach ihren Charakter systematisch in den nördlichen und südlichen Antheil, welche ja möglicherweise nicht gleichzeitig und unter wechselnden äusseren Bedingungen eingewandert sein mögen. Trotz der Vermischung der Areale der beiderseitig zugehörigen Arten läuft also eine, in der Praxis nur mit Mühe durchführbare Florenreichsgrenze durch die Sahara hindurch, welche das Aufeinandertreffen zweier verschiedener Elemente hier bedeuten soll. Damit ist nicht gesagt, dass nicht die Sahara geographisch, klimatisch und also auch pflanzenbiologisch ein ziemlich einheitliches Ländergebiet sei, in welches man aus anderen, mehr physikalisch-geographischen Gründen gar keine Grenze hineinzulegen Neigung verspürt. Es darf nicht vergessen werden, dass die Florenreichsgrenzen die jetztweltlichen ursprünglichen Entwicklungsgebiete mit ihren hinzugekommenen oder erworbenen Ausbreitungsräumen von einander scheiden sollen.

Schon oben wurde kurz bemerkt (unter Hinweis auf den sich mit diesem Gegenstande eingehend beschäftigenden Abschnitt II des geographischen Theiles), dass die Ordnungen grösstentheils weitere Areale besitzen und sich als solche nur in geringfügigem Maasse zur Charakterisirung der einzelnen Florenreiche eignen; für die Ordnung ist die Gelegenheit zur Ausbreitung unter verschiedenen klimatischen Bedingungen gewöhnlich nicht nur möglich, sondern sie erhöht sogar ihren morphologischen Gesammtumfang. Von der grossen Zahl aller phanerogamen Ordnungen sind verhältnissmässig wenige auf ein einzelnes Florenreich beschränkt, die meisten in mehreren oder vielen gleichzeitig verbreitet, aber doch so, dass die grössere Hälfte aller Ordnungen entweder in den tropischen, oder in den australen, oder in den borealen Florenreichen allein oder im überwiegenden Maasse aller ihrer Formen vorkommt[1]), während nur die kleinere Hälfte der Ordnungen ein über weite, die Tropen mit dem Süden und Norden verbindende Ländergruppen ausgedehntes Areal besitzt. Es ist demnach möglich, die Florenreiche in drei grosse Gruppen: die tropische, australe, und boreale zu zertheilen, welche sich unter einander durch die Verbreitung vieler, den anderen Gruppen fehlender Charakterordnungen unterscheiden (s. Abschnitt II). — Die tropische Ländergruppe umfasst dabei Afrika zwischen 20° nördl. Br. und 20° südl. Br., Indien bis über 25° nördl. Br., den malayischen Archipel und die äusserste Nordküste Australiens an der Ostküste bis zum südlichen Wendekreise hinab, die Küstengebiete der Antillen und Central-Amerika's, sowie Süd-Amerika bis über den südlichen Wendekreis an der Ostküste hinaus, dagegen nur bis zum 5° südl. Br. an der Westküste und mit Ausschluss der inneren Anden-Hochplateaus. Die australe Ländergruppe umfasst das äusserste Süd-Afrika (die eigentliche Kapkolonie und die nächst angrenzenden Distrikte), Australien von dem südlichen Wendekreise im Centrum, an der Ost- dem 30° s. Br. und dem 20° s. Br. an der Westküste, endlich Süd-Amerika vom 20° s. Br. an der West- und dem 35° s. Br. an der Ostküste in schräg abgeschnittenen Linien. Die boreale Ländergruppe endlich umfasst das nördlichste Afrika bis etwa zum 30° n. Br. als Südgrenze, ganz Europa, Nord-Arabien, Persien, die Hochländer Asiens vom Karakorum bis zum äussersten östlichen Himalaya am Nordhange und alle nördlich davon liegenden asiatischen Länder, das nördliche China und centrale Korea, Nord-Amerika bis zum wärmeren Küstenstrich Kaliforniens im Süden, bis zu den centralen Plateaus gegen Mexiko hin und bis zu den um die Alleghanies liegenden Südstaaten, alle arktischen Inseln mit eingeschlossen. Die in dieser Aufzählung nicht mit enthaltenen Länder, meistens in der Nähe der Wendekreise gelegen von mittleren Breiten,

[1]) Siehe die »Florenreiche« pag. 23—32.

gelten zunächst als Uebergangsländer gemischten Charakters, und in ihnen begegnen sich auf Hochgebirgen und in Wüsten vielfach die tropischen, australen und borealen Ordnungen mit ineinandergreifenden Arealen.

Dies gilt für die drei Hauptländergruppen, welche selbst in eine grössere Zahl von viel natürlicher abgegrenzten Florenreichen zerfallen. Die Florenreiche nun haben ihren systematisch-pflanzengeographischen Charakter im überwiegenden Besitz endemischer Gattungen. Es können einzelne Ordnungen auf sie beschränkt sein, aber nur wenige; häufig sind aber die Unterordnungen und Tribus anderer kosmopolitischer Ordnungen auf sie beschränkt. Aber die überwiegende Menge der Gattungen, wenn ihr systematischer Begriff eng (»monophyletisch« s. oben pag. 218, 219) gefasst wird, oder von Gattungssectionen bei den grösseren Gattungssippen, soll auf ein natürliches Florenreich beschränkt sein, oder wenigstens von den auch in anderen Florenreichen vorkommenden Gattungen besondere ausgezeichnete repräsentative Arten. Bei den Florengebieten sinken die systematischen Charaktere alle um eine Stufe; sie theilen mit den Nachbargebieten desselben Florenreichs die Ordnungen, die meisten Gattungen, viele Arten; aber neben besonderen, endemischen Gattungen in dem Falle, dass ihr Florenreich einer vielfach zersplitterten Absonderung in der Entwicklung günstig war, haben sie immer ihre besonderen Arten in reichem oder minder reichem Maasse für sich.

Die ganze Florenreichs- und Florengebiets-Eintheilung verfehlt übrigens ihren Zweck und ihre wissenschaftliche Bedeutung, wenn man sich bei ihr mit der Idee starrer, hier oder dort festgesetzter Grenzen herumträgt. Man erinnere sich an das von FORBES aus der Entwicklungsgeschichte der grossbritannischen Flora gebrachte Beispiel; wenn darnach auch Grossbritannien in erster Linie mit Mittel- und Norddeutschland zu demselben Florengebiet gehört, so sind doch die iberischen Pflanzen Ausläufer desjenigen Florengebiets, zu dem die westlichen Mittelmeerländer gehören, die arktischen Pflanzen erweitern dagegen auch in Schottland selbst inmitten der mitteleuropäischen Flora die Ausdehnung des arktischen Florengebiets. Dieses Ineinandergreifen der einzelnen Gebiete oder Reiche durch die ihnen zukommenden eigenthümlichen Florenelemente muss als unmittelbarer Ausfluss der Ausbreitungsfähigkeit und Acclimatisation neuer Pflanzenarten einerseits, und als Ausfluss der Zähigkeit im Festhalten eingenommener Standorte an einzelnen geschützten Stellen von zurückgedrängten Pflanzenarten andererseits stets mit in Rechnung gebracht werden. Als es mir daher oblag, für die Florenreiche und Gebiete Areal- und Grenzuntersuchungen vorzunehmen, hielt ich es wenigstens bei den Florenreichen für nöthig, die grossartigen Ausbreitungen und Ineinandergriffe gegenseitiger Art kartographisch so darzustellen, dass anstatt eines gemeinsamen Erdbildes drei sich einander zu einem einzigen Bilde ergänzende Darstellungen gegeben wurden.[1])

Unter Berücksichtigung aller dieser weit in die fremden Florenreiche zerstreuten Bestandttheile eines einzelnen Florenreichs, und unter Zurechnung dieser verstreuten Sippen zu dessen eigenen Charakteren treten überhaupt erst die systematischen Eigenheiten scharf heraus, und alsdann kann man in kürzester Weise die Definition abgeben: ein Florenreich fasst diejenigen geographischen Landschaften zusammen, auf welche eine grosse Menge morphologisch ausgezeichneter Pflanzensippen von mindestens Gattungsrange

[1]) »Florenreiche«, Karte I—III.

als auf ihr gemeinsames Ursprungsgebiet hinweisen; diese Sippen sind vielfältig mit einander durch höhere Verwandtschaftsgrade verbunden und stellen Gattungsgruppen, Tribus oder Unterordnungen (nur ausnahmsweise eng umgrenzte Ordnungen) dar, und sie gehören alle in den Formenkreis einer bestimmten Auswahl von Ordnungen, nach welcher der allgemeine Florenreichscharakter entweder tropisch, oder austral, oder boreal erscheint.

Eine genaue und ganz gleiche Abwägung aller Verhältnisse für alle Länder ist schwierig und leidet an inneren Unmöglichkeiten; denn die Schicksale in der Fortentwicklung der Flora auch nur seit der Tertiärperiode sind für die tropischen, australen und borealen Länder so verschiedenartige gewesen, dass die Verbreitung der heutigen Flora in den einen in der ruhigsten, in den anderen in der abgeschlossensten, in den letzten endlich in der stürmischsten Weise vor sich gegangen ist; den Stempel dieser Entwicklung tragen alle darauf bezüglichen Erscheinungen aufgedrückt und machen dadurch einen gemeinsamen Maasstab der Beurtheilung unmöglich, wenn er sonst vielleicht realisirbar wäre. Bei einer möglichst gleichmässigen Prüfung stellen sich folgende Florenreiche als natürlich heraus:

a) tropische: 1. Tropisches Afrika; 2. Ostafrikanische Inseln; 3. Indisches Florenreich; 4. Tropisches Amerika.
b) australe: 5. Südafrikanisches Florenreich; 6. Australasisches Florenreich; 7. Andines Florenreich. — 8. [Neu-Seeland;] 9. Antarktisches Florenreich.
c) boreale: 10. Mittelmeerländer und Orient; 11. Inner-Asien; 12. Ost-Asien; 13. Mittleres Nord-Amerika; 14. Nordisches Florenreich.

Neu-Seeland ist in Klammern hinzugefügt, da es mehr den Charakter eines durch den Reichthum endemischer Arten ausgezeichneten Mischlings-Florenreichs besitzt, das tropisch-indische Florenreich mit den australen Eigenschaften verschmelzend.

Erwägungen dieser Art, Eintheilungen und Charakterisirungen der Länder nach der autochthonen Pflanzenwelt, schliessen sich in ihrer Arbeitsmethode unmittelbar an die Arbeit des vergleichenden Systematikers an. Sie haben zunächst wenig mit den Schilderungen der Vegetation in eben diesen Ländern zu thun, welche vielmehr von der biologischen Seite zu erfassen sind und nur in Beziehung auf das Klima rationell erscheinen können; diese Darstellungen bilden eine ganz andere Seite der Pflanzengeographie. Die hier vorliegende Aufgabe ist der hauptsächlichste botanisch-systematische Antheil an derselben; sie wird in den Herbarien und botanischen Bibliotheken in ihren Grundzügen entworfen und in den Bearbeitungen einzelner kleinerer Floren ausgeführt.

a) Die tropischen Florenreiche.

In dem grossen, zwischen den beiden Wendekreisen gelegenen Ländergürtel ist die alte Flora der Erde in der verhältnissmässig ruhigsten Fortentwicklung geblieben, und es haben sich allem Anschein nach die Umformungen, die Herausbildung der in kleineren Gebieten endemischen Arten und Gattungen, im sanftesten Uebergange seit der Tertiärperiode vollzogen. Während im Norden gänzlich neue Entwicklungen vor der Eiszeitperiode beginnen und dann um sich greifen mussten, während die australen Länder ihre abgeschlossenen Formenkreise ausbildeten, konnte in den feuchtheissen Tropen eine Pflanzenwelt mit den alten Ansprüchen am ehesten sich fortentwickeln, wenngleich nicht unberührt von den Invasionen der neuen Pflanzen im Norden und Süden, welche auch oft genug

auf den Hochgebirgen tief in die tropischen Regionen hinein einschneiden und sich unter dem Aequator begegnen können. Es würde aber irrig sein zu glauben, dass etwa alle Gebirgsfloren ähnlich den mitteleuropäischen gestaltet und von glacial-alpinen Pflanzen besetzt sein müssten; überall haben die Pflanzen der Thäler in allmählicher Acclimatisation sich ein grösseres oder kleineres Stück der anstossenden Berglandschaften zu eigen zu machen gewusst, und so sind auch die tropischen Gebirge mit tropischer Montanflora besetzt, aber niemals sehr hoch hinauf.

Die tropische Vegetation hat rings um die Erde gewisse gemeinsame Charakterzüge, welche zuerst herausgehoben werden sollen. Es handelt sich dabei nicht allein um das Vorkommen einer bestimmten Zahl von Ordnungen (s. Abschnitt II), sondern auch um wesentliche Momente in der Verbreitung der mit dem Norden und Süden gemeinsamen Ordnungen, welche bei den Heimathbestimmungen der Ordnungen allein nicht zu Tage treten. Ein solches Moment ist z. B. die Häufigkeit, da dieselbe Ordnung in den borealen oder australen Florenreichen eine ganz unbedeutende Erscheinung liefern, für die Tropen aber ein Merkmal ersten Ranges bilden kann, und ebenso umgekehrt. Ein zweites Moment betrifft das Auftreten derselben Ordnung in der einen Ländergruppe in Gestalt von Waldbäumen, in der anderen Gruppe als Kräuter gemischt mit ganz anderen Genossen; auf solche Weise treten auch aus dem systematischen Katalog diejenigen Ordnungen schärfer hervor, welche an der Zusammensetzung der Pflanzendecke einen hervorragenden Antheil nehmen. Darin liegt dann selbstverständlich ausgedrückt, dass die Verschiedenheit des Auftretens derselben Ordnung auch durch die Verschiedenheit ihrer Gattungen bedingt wird. Die rein biologischen und physiognomischen Charaktere, für den Unerfahrenen im Pflanzensystem die auffälligsten und wichtigsten, gehören nicht in diesen Theil der botanisch-geographischen Betrachtung.

Es giebt eine sehr anschauliche Skizze von der Vegetation der tropischen Urwälder, welche ein in den Tropen beider Hemisphären wohl erfahrener Reisender, A. R. WALLACE, uns als die Summe der unmittelbarsten Eindrücke auf seinen Wanderungen überliefert hat.[1]) In dieser Schilderung treten die Wachsthumsweisen der dikotylen Hölzer, der aufrechten Stämme sowohl als der Lianen, auch ihre Eigenthümlichkeit, Blüthen am Stamm gelegentlich erscheinen zu lassen, auf; aber wenn er auf einzelne charakteristische Ordnungen eingeht, so ist es fast nie eine dikotyle, sondern als hervorragend bezeichnet er die *Palmen, Araceen, Pandaneen, Scitamineen, Orchideen* und Gräser-Tribus *Bambuseen,* von Dikotylen die »Mangroven«, also den Rhizophoraceen aber auch anderen Ordnungen (Verbenaceen) angehörige küstenbewohnende Holzpflanzen. Diese hervorragende Wichtigkeit der Monokotylen finden wir in allen analytischen Schilderungen der Tropenflora bestätigt, obwohl unter den genannten Ordnungen nur die Pandaneen eine exclusiv tropische Sippe sind, die anderen aber die Grenzen der engeren Tropenflora süd- und nordwärts überschreiten. Man könnte von den übrigen Monokotylen vielleicht noch die *Commelinaceen* und *Dioscoreaceen* als tropisch-charakteristisch hinzufügen, noch erwähnen, dass die Gräser und *Cyperaceen* hier wie überall in einer Fülle eigener Gattungen und Arten vertreten sind, und dass einige beschränktere Ordnungen von local sehr hoher Wichtigkeit auch in den Tropen sich finden (s. unten!). — Umgekehrt treten unter den Dikotylen die

[1]) Tropical Nature. London 1878.

Compositen, besonders die Lactucaceen[1]) sehr zurück, obwohl sie fast in keiner Localflora wirklich fehlen; in den brasilianischen und malayischen Wäldern sollen sie äusserst dürftig vertreten sein, und BECCARI's Sammlung von 1849 Sarawak-Pflanzen enthielt nur 6 Compositen;[2]) unter den hier auftretenden Arten befinden sich aber alsdann nicht selten baumartige. Dafür sind die †*Rubiaceen* um so häufiger; von den Corollifloren ganz andere Ordnungen wie in Europa: *Gesneraceen*, †*Bignoniaceen*, *Acanthaceen*, *Verbenaceen*; *Convolvulaceen* und *Solanaceen* europäischen Formen ähnlicher; *Asclepiadeen*, †*Apocyneen*, †*Loganiaceen* und †*Oleaceen*; von den antistemonen Gamopetalen sind die †*Myrsineen*, †*Sapotaceen*, †*Diospyreen* und †*Styraceen* häufige Vertreter, während die *Ericaceen* als endemische Gebirgspflanzen eine wichtige Rolle spielen. Unter den Calycifloren tritt uns sogleich wieder ein Wechsel der Ordnungen darin entgegen, dass die Umbelliferen innerhalb der Tropen ebenso selten sind, als die *Araliaceen* häufig; an Stelle der Rosaceen finden wir wenige †*Crysobalanaceen*. Die †*Leguminosen* sind hier in allen drei Ordnungen ungemein zahlreich vertreten; aus der Klasse der Onagrarien sind die *Rhizophoraceen* (Mangroven) schon erwähnt, denen sich †*Combretaceen*, *Melastomaceen* und †*Myrtaceen* neben *Lythraceen* anschliessen; die *Cucurbitaceen* sind sehr zahlreich, erscheinen im tropischen Ost-Afrika sogar in Baumform, bilden sonst aber rankende Klettergewächse. Von den Discifloren sind †*Sapindaceen*, †*Malpighiaceen* und dazu die ganze Klasse der *Terebinthinae* relativ erwähnenswerth, noch in weit höherem Grade aber die †*Euphorbiaceen*, von denen die grösste Fülle von Tribus sich hier vereint und welche zu einer der hervorragendsten tropischen dikotylen Ordnung gehören. Auch die *Hysterophyten* treten in den Tropen arten- und ordnungsreicher auf, so dass die grösseste dikotyle Blüthe, *Rafflesia Arnoldi* in Java, gerade von dieser merkwürdigen Abtheilung des Gewächsreiches geliefert wird. Von den Thalamifloren verdienen die †*Columniferen* in ihren 3 Ordnungen (zumal die Tribus *Bombaceen*, *Sterculien*, *Büttnerien*) genannt zu werden; unter den Guttiferen die †*Dilleniaceen*, †*Camelliaceen* und †*Clusiaceen* als allgemein verbreitete Ordnungen; ferner die †*Bixaceen*, *Menispermaceen* und †*Anonaceen*. Endlich unter den Apetalen die †*Lauraceen* und ihre Verwandten, die †*Moraceen* als häufigste Vertreter der Urticoideen, die *Piperaceen*, aber nur wenige Vertreter der Kätzchenblüthler. Dagegen von den Gymnospermen die *Cycadeen*.

Diesen in erster Linie charaktergebenden Ordnungen gesellen sich dann noch solche zu, welche zwar echt tropisch, aber in den Tropen auf die östliche und westliche Hemisphäre beschränkt sind und welche daher hier in der allgemeinen Aufzählung auszulassen waren. Von den vielen holzbildenden Ordnungen der Dikotylen sind diejenigen, welche hauptsächlichen Antheil an der Zusammensetzung des tropischen Urwaldes mit aufrechten Stämmen oder als Lianen nehmen, mit einem † bezeichnet

Diese gemeinsamen Züge der Tropen erliegen einem vielfachen Wechsel, wenn wir von Asien zu Amerika, von Amerika zu Afrika hinübergehen, obgleich wir uns alsdann immer in der »tropischen« Flora bewegen. Es ist aus dem Vorkommen von so vielen gleichen Sippen, welche nordwärts und südwärts völlig fehlen, der unzweifelhafte Schluss zu ziehen, dass der Urgrund der Tropenflora ein gemeinsamer war, und DARWIN hat schon in seinem Origin of Species[3])

---

[1]) Namen und Reihenfolge der Ordnungen beziehen sich stillschweigend hier und im Folgenden auf die im systematischen Theil gegebene Anordnung und systematische Aufzählung.

[2]) DYER, Lecture on Plant Distribution (Proc. Roy. Geogr. Soc. Bd. XXII, No. 6, 1878, pag. 12.

[3]) Vierte Ausgabe, pag. 447.

die Vermuthung aufgestellt, dass die gegenwärtige Tropenflora der weiter fortentwickelte und vermischte Rest von zwei ursprünglichen Subtropen-Floren sei, welche sich an die Stelle einer noch älteren und jetzt zerstörten oder unkenntlich gewordenen Aequatorialflora gesetzt hätten. Jedenfalls zeigt aber die starke Verschiedenheit, welche die Tropenflora der Gegenwart in Asien, Afrika, Amerika zeigt, dass ihr gemeinsamer Ursprung schon in sehr weiter Vergangenheit liegt und dass seitdem viel mehr *getrennte* Fortentwicklung stattgefunden hat. So ist auch ENGLER[1]) in Zusammenfassung seiner Untersuchungen zu dem Schluss gekommen, dass schon in der Tertiärperiode wenigstens *zwei* verschiedene Tropenfloren ausgebildet waren, deren Glieder er als das *paläotropische* und das *neotropische Florenelement* bezeichnet, die Tropenflora der Alten Welt (Afrika mit Inseln, Asien) und der Neuen Welt (südliches Nord- und nördliches Süd-Amerika). Die Differenzen in diesen beiden Florenelementen sind höchst bedeutend; sie drücken sich darin aus, dass einzelne Ordnungen ausschliesslich dem einen oder dem anderen angehören (Bromeliaceen, Pandaneen, Cyclanthaceen, Nepenthaceen, Dipterocarpeen etc.), oder dass von den grossen allgemein-tropischen Ordnungen vielfach die Tribus, mindestens aber die Gattungen nach beiden Hauptelementen verschieden sind, so z. B. bei den Palmen. BENTHAM[2]) bemerkte gelegentlich einer Prüfung dieser Verhältnisse, dass bei einem Vergleich zwischen tropischem Asien und Amerika die Aehnlichkeit sich nur in den Sippen höheren Grades bewegt, nämlich in der Mehrzahl der Ordnungen und in gewissen grosszusammengefassten Gattungen, dass aber die kleineren (»natürlichen«) Gattungen und Arten, und auch sehr viele Sippen höheren Ranges, *absolut verschieden* sind.

Diese Verschiedenheiten haben sich ganz im Anschluss an den geographischen Untergrund ausgebildet; nichts ist natürlicher, als dass der strengste Abschluss zwischen dem tropischen Amerika und den Tropen der gesammten Alten Welt eintreten musste, nachdem die näher zusammenstossenden nördlichen Gegenden beider von einer den Wanderungen tropischer Pflanzen unzugänglichen anderen Flora besetzt waren. Aber auch die Ausgliederung von Verschiedenheiten in den Tropenreichen der Alten Welt selbst ist nicht ausgeblieben, obgleich diese, um das Becken des Indischen Oceans gelegen, viel leichter mit einander in Berührung bleiben konnten, als das Amazonenstromthal mit Guinea im westlichen Afrika, oder auch die tropische Westküste Amerika's mit den ostasiatischen Insel-Archipelen. So gliedert sich die Tropenflora der Alten Welt nach Afrika und Indien, so aber, dass noch ein Mal eine Art von vermittelndem Gliede mit wiederum ganz neuem und eigenartigem Charakter in Madagaskar und den Maskarenen ausgebildet ist, dessen Verwandtschaften theils in Afrika, theils in Indien liegen, theils überhaupt »tropisch« von unbestimmterer Herkunft sind. Nur die tropische Nordküste Australiens hat sich nicht in hohem Grade eigenartig entwickelt, sondern nimmt als »Austral-Asien« — wie man dies Land zweckmässig nennen kann — am indischen Charakter Theil.

Folgendes Schema veranschaulicht daher die verschiedene Ausgliederung der Tropenfloren:

Tropenflora der Neuen Welt.	⟺	Tropenflora der Alten Welt.		
|		╱	|	╲
Trop. Amerika.		Trop. Afrika.	Ostafrikanische Inseln.	Indien mit Nord-Australien.

[1]) Versuch e. Entwickl. d. Pflanzenw. Bd. II., pag. 327.

[2]) Address to the Linnean Society 1869, pag 24, nach DYER l. c., pag. 24.

Die geographische Gliederung der Palmen, Araceen, und Scitamineen nach den 2 hauptsächlichen und den davon abgeleiteten Florenelementen zu verfolgen ist jetzt leicht, weil Specialarbeiten dafür vorliegen. Die tropischen Gräser, Cyperaceen und Orchideen sind in dieser Beziehung einstweilen noch nicht scharf gesichtet. Andere monokotyle tropische Ordnungen kommen überhaupt nur als Glieder eines Florenelementes vor. Es ergiebt sich dabei für die Monokotylen insgesammt eine scharfe Gliederung der Sippen in den tropischen Floren.

So sind die Gattungen der Palmen in der Alten- und Neuen Welt durchweg[1]) verschieden; auch Madagaskar und die Maskarenen mit Einschluss der Seychellen haben ihre eigenen Gattungen, von denen nur einige das benachbarte Festland berühren; die Raphieen leben mit den ihnen nächst-verwandten Gattungen nach Continenten getrennt, *Raphia* auf dem afrikanischen Festlande mit Berührung von Madagaskar, *Sagus* im malayischen Archipel mit Berührung des indischen Festlandes. Alle *Phönix* sind auf die Alte Welt beschränkt und finden sich ausser Afrika (Continent) nur im indischen Archipel und Festland bis zu Borneo, nicht weiter ostwärts. Die ganze Tribus der Borasseen beschränkt sich auf die gesammten Tropen der Alten Welt, ebenso die Calameen, die Caryoteen nur auf das indische Florenreich; dagegen haben die Tropen Amerika's die Tribus der Mauritieen, die Cocoineen und die Iriarteen für sich allein, so aber, dass von diesen Tribus ein grosser Theil einander in den beiden Erdhälften »repräsentativ« vertritt (die Caryoteen die Iriarteen, die Borasseen die Mauritieen etc.) —

Nicht ganz so streng sind die Araceen gesondert[2]), da jede der Unterordnungen in der Alten und Neuen Welt vertreten ist; auch ist diese Ordnung weniger exclusiv tropisch, da sich unter 738 (i. J. 1879 gezählten) Arten 680 tropische und über 50 extratropische befinden. Doch ist auch hier die grosse Mehrzahl der Gattungen entweder auf die Alte oder auf die Neue Welt beschränkt; als Ausnahme ist *Acorus* weiter verbreitet, das neotropische *Spathiphyllum* kommt mit 17 Arten in der Neuen, mit 1 Art in der Alten Welt (Indien) vor, das Umgekehrte gilt von *Homalomena* (10 Arten indisch, 5 amerikanisch) und *Cyrtosperma*. Dabei sind aber von 42 eigentlichen Araceen-Gattungen Indiens 31 auf dieses Reich beschränkt, von 16 anderen Gattungen Sudans 11 dort endemisch etc. —

Von der Scitamineen-Klasse kommen die Musaceen zwar in beiden Hemisphären vor, doch ihre Gattungen grösstentheils streng geschieden: *Heliconia* im tropischen Amerika, *Urania* dagegen in den Tropen der Alten Welt, *Strelitzia* im südlichen tropischen Afrika und von da in das australe Cap-Florenreich übertretend, *Ravenala* (»Baum der Reisenden«), die prachtvolle Gattung von Madagaskar mit riesigen zweizeilig gestellten Blättern; *Musa* selbst, die Banane, hat ihre ursprüngliche Heimat sicher in den altweltlichen Tropen. Ebenso ist es bei den Zingiberaceen, von denen die Maranteen in Amerika vorwiegen, in Afrika in anderen Gattungen häufig sind, aber Asien mehr meiden; die Zingibereen selbst dagegen sind in Asien sehr häufig, und nur die — allerdings grosse — Gattung *Costus* und *Renealmia* sind tropisch-amerikanisch.

Dies sind einzelne Beispiele von den Monokotylen; für die Dikotylen liegen die viel exacter sprechenden Gesammtzählungen der in den Tropen vorkommenden

---

[1]) *Raphia vinifera* ist von Guinea nach dem Amazonenstromthal verschlagen, *Cocos nucifera* ist tropisch-ubiquitär geworden, *Elaeis guineensis* ist von Nord-Brasilien nach Afrika ausgebreitet; das sind die 3 einzigen Ausnahmen: vergl. meine Abhandlung in Botan. Zeitung. 1876 pag 801. — Siehe auch die Karte in Geograph. Mittheil. 1878, Taf 2.

[2]) Nach ENGLER, in Monographiae Phanerogamarum Bd. II. (Suites au Prodromus.)

Gattungen nach ihrer Vertheilungsweise in den einzelnen Territorien vor, welche Engler auf Grund der von Bentham und Hooker vollzogenen Bearbeitung der Genera plantarum anstellte.[1]) Das Hauptresultat davon ist etwa folgendes: Die Gesammtzahl der dikotylen in den Tropen vorkommenden Gattungen beträgt 3617; von dieser grossen Zahl sind in den Tropen der Alten und Neuen Welt allgemein verbreitet nur 180; dagegen sind auf das tropische Afrika beschränkt 312 Gattungen, auf Madagaskar mit den Maskarenen und Seychellen 130, Afrika und Indien allein gehören 182 Gattungen an, auf das weite Indische Florenreich sind beschränkt 870, auf das tropische Amerika 1448 Gattungen[2]); — nur 70 kommen gleichzeitig im indischen und tropisch-amerikanischen Florenreich vor, nur 116 in diesen beiden Florenreichen und zugleich noch auf dem afrikanischen Continent; der Rest der Gattungen zerstreut sich mit kleinen Beträgen in mannigfachen Combinationen in einem nach dieser oder jener Richtung hin übergreifenden Areal. Zählen wir aber die Gattungen zusammen, welche auf eins der gerontogäischen Florenreiche beschränkt sind, oder welche zwei eng benachbarten allein angehören, wie z. B. die 182 indisch-afrikanischen Gattungen, und fügen wir ausser den schon genannten Ziffern noch 51 zwischen Afrika und den östlich daran angrenzenden Inseln vertheilte Gattungen hinzu, so erhalten wir eine Gesammtzahl von 1545 Gattungen der gerontogäischen Tropen mit einem Areal, welches in der Hauptmasse der Fälle nur auf eins der drei sich in sie theilenden Florenreiche beschränkt ist; und dieser Zahl stehen dann die 1448 neotropischen Gattungen in dem ungetheilten Florenreich des tropischen Amerika's gegenüber. Diese beiden Ziffern lassen nur einen Rest von wenig über 600 ohne dieses Princip zerstreuten Gattungen übrig, und dieser Rest liesse sich durch eingehende Discussion in einem die Ausnahmestellungen sehr abschwächenden Lichte darstellen. Dazu kommt noch, dass in den *Genera plantarum* von Bentham und Hooker der Gattungsbegriff so weit gefasst ist, dass viele klare Thatsachen der natürlichen Systematik in der geringeren Gattungszahl versteckt liegen und bei Zurückführung auf die monophyletischen Sippen auch hier ganz anders erscheinen würden. Es mag also das erst in Einzelbeispielen und hernach ziffernmässig erläuterte Princip der inneren Scheidung der grossen tropischen Florengruppe in die genannten kleineren Theile als vier natürliche Florenreiche von allerdings ungleichem Werthe ihrer Charaktere hiermit bewiesen sein und nur noch kürzere Bemerkungen über die einzelnen Florenreiche selbst folgen.

1. Tropisch-afrikanisches Florenreich.[3]) Es wird aufgefallen sein, dass gerade der afrikanische Continent, der die grösste zusammenhängende Ländermasse mit tropischer Vegetation darstellt und beiderseits durch einen ziemlich breiten Wüstengürtel gegenwärtig gut abgeschlossen ist, verhältnissmässig weniger auf sich beschränkte Gattungen aufweist (nämlich 312 dikotyle G.) als die übrigen Haupttheile. Dabei ist aber seine Flora nicht überhaupt so sehr arm an Gattungen; denn ausser den 180 in den Tropen allgemein verbreiteten Gattungen hat es 51 mit dem ostafrikanischen Inselreich, 182 mit Indien, 60 mit Indien und dem ostafrikanischen Inselreich, 48 mit Amerika allein, 14 mit Amerika, Indien und

[1]) Versuch e. Entwickl. d. Pflanzenwelt, Bd. II. Capitel 6.

[2]) Da Engler den Begriff des »tropischen Amerika's« weiter gefasst hat, als ich die Grenzen für das tropisch-amerikanische Florenreich setze, so ist die angeführte Zahl zu hoch; sie umfasst die endemischen Gattungen des mexikanischen Hochlandes und die chilenisch-andinen Gattungen mit.

[3]) Die Benennung der Reiche sowohl als der sie zusammensetzenden Gebiete erfolgt im Anschluss an meine frühere Abhandlung: Die Florenreiche der Erde, 1884, pag. 43—70.

dem ostafrikanischen Inselreich, endlich 116 mit Indien und Amerika gemeinsam. Diese Vertheilungsweise ist in mehr als einer Hinsicht bemerkenswerth, besonders weil sich die Verwandtschaft zwischen Amerika trotz der Trennung durch den Atlantischen Ocean und Indien theilt. Es ist daher schon öfter die Ansicht ausgesprochen, die Flora des tropischen Afrika's sei eine sehr alte und zeige Urstämme, welche östlich und westlich von ihm zu ähnlicher Weiterentwicklung gelangt seien. Aber dabei ist es merkwürdig, dass einzelne, schwierig zu verbreitende Pflanzenarten gerade zwischen dem atlantischen Amerika und Afrika ausgetauscht sind, wofür man die Palmen *Raphia vinifera* und besonders *Elaeis guineensis*, die Leguminosen *Entada* und *Gyrocarpus*, besonders aber die Fett-liefernde *Carapa procera* (Meliacee) an der afrikanischen Westküste und in Guyana, *Mammea* und *Trichilia* als zwei andere Beispiele betrachten mag, die sich zu einer grossen Zahl identischer und repräsentativer Sippen ausdehnen liessen. Dies lässt doch auf eine auch in jüngerer Zeit thätig gewesene Verbreitungsmöglichkeit schliessen, die aber kaum auf dem Landwege möglich war.

Die einzelnen Entwicklungsgebiete dieses Florenreichs laufen im Inneren des Continents, da derselbe nur wenig natürliche Sperren zeigt, ziemlich in einander, sind aber an den Küsten oder im Anschluss an einige massige Hochgebirgssysteme dennoch unschwer herauszufinden:

Die West- und Ostküste, die erstere besonders zwischen Niger- und Congo-Unterlauf, die letztere vom Aequator bis Natal, beherbergen beide eine eigenartige, mit vielen Repräsentativarten ausgerüstete reiche Tropenflora, welche auch das Innere des Continents, wo grosse Savannen und lichte Galleriewälder ausgebreitet sind, grösstentheils unter sich theilen und als Florengebiete 1. Guinea und 2. Sansibar-Natal zu nennen sind. Für diese beiden Gebiete muss auch des Auftretens hoher *Pandanus*-Arten gedacht werden, da diese Ordnung nicht die Tropen im Allgemeinen (wie Palmen, Araceen, epiphytische Orchideen) auszeichnet, sondern nur die 3 tropischen Florenreiche der Alten Welt. Die Bombaceen (Tribus der Sterculiaceen) haben in *Adansonia digitata* einen besonders charakteristischen Savannen-Baum geliefert. Ein drittes reiches, ganz anders construirtes Gebiet: 3. Ost-Afrika und Yemen (da die Südwestecke Arabiens und auch die Insel Sokotra sich ihm anschliesst) breitet sich über die Galla-, Somali- und Abessynischen Bergländer aus und erstreckt seine Charakterformen nordwärts auf den das rechte Nilufer begleitenden Höhen entlang und südwärts über die äquatorialen Hochgebirge (Kenia, Kilima-Ndscharo) tief in das zweite Florengebiet hinein, zum Theil hier eine natürliche Sperre gegen die Guinea-Arten bildend; dies ist die Heimat der Balsambäume, des Kaffees und auch das Entwicklungsgebiet der Salvadoraceen. Es folgen dann noch zwei Uebergangsgebiete sowohl zu den borealen als zu den australen Subtropen hin; unter solchen Uebergangsgebieten sind hier, wo jedes Gebiet seinen eigenen Schatz von Arten als Charakter besitzen soll, nicht solche Länder zu verstehen, wo einfach die Areale zweier anderer Gebiete sich mischen und bunt durchkreuzen, sondern solche, in denen neue mit besonderen Eigenschaften versehene Arten vom Typus des Florenreiches sich neben Ueberläufern aus den beiden angrenzenden Gebieten ansässig gemacht haben, in denen aber trotzdem der gesammte Vegetationscharakter (in den Formationen und in der Häufigkeit besonders charakteristischer Tropen-Ordnungen wie Palmen, Pandaneen, Guttiferen etc.) nicht der tropischen Fülle entspricht. Ein solches Uebergangsgebiet, welches ich für die gegenwärtige Erdperiode als das Entwicklungsgebiet der *Phoenix dactylifera* betrachte, ist

4. die südliche Sahara und Hadramaut mit ungefährer Nordgrenze durch den nördlichen Wendekreis.

Phoenix ist im Tertiär von Süd-Europa so formenreich und unzweideutig vertreten, dass ihre Ursprungsheimat ebenso gut dort als im nördlichen Afrika liegen kann. Auch jetzt noch reicht sie in die, dem Florenreich der Mittelmeerländer zugezählte, nördliche Sahara hinein und bildet damit einen afrikanischen Typus inmitten einer sonst grösstentheils mediterranen Vegetation. Umgekehrt verbreiten sich mediterran-orientalische Gattungen wie z. B. *Astragalus* auch in die zum tropisch-afrikanischen Florenreich zugezählte südliche Sahara.

Das andere Uebergangsgebiet ist 5. die Kalahari mit zahlreichen Uebergängen gegen das austral-afrikanische Florenreich hin, die Heimat der Gnetacee *Welwitschia mirabilis*.

2. Ostafrikanisches Insel-Florenreich. — Als systematischer Charakter dieses Florenreichs ist schon die Eigenartigkeit seiner Entwicklung mit ausgesprochener Verwandtschaft sowohl zum continentalen Afrika als Indien genannt. Hierfür mögen einige Beispiele angeführt werden: Fast alle auf den Inseln vorkommenden Palmen bestehen aus im Florenreich endemischen Gattungen, die Seychellen allein haben 6 nur auf sie beschränkte und theilweise monotypische Palmen. Die Ordnungen der Brexiaceen (No. 57 in der systematischen Aufzählung) und Chlaenaceen (No. 150) sind auf Madagaskar beschränkt, wo ausserdem ein grosser Reichthum endemischer Gattungen (schon i. J. 1878 waren deren über 90 bekannt) herrscht. Im Vorkommen der Pandanaceen schliessen sich die Inseln sowohl an Afrika als an das indische Florenreich an. Mit dem letzteren theilen sie die Verbreitung einiger beschränkterer Ordnungen, nämlich der Dipterocarpeen und Nepentheen, deren Areal vom nördlichen Madagaskar mit Ueberspringung des indischen Oceans zur Südspitze der vorderindischen Halbinsel und von da weiter zum östlichen Himalaya und zum malayischen Archipel sich erstreckt. — Die Verwandtschaft mit dem neotropischen Florenreich ist dagegen in diesen ostafrikanischen Inseln sehr gering ausgeprägt.

Als Gebiete, wenn man es für nöthig hält solche speciell zu unterscheiden, bieten sich die einzelnen Inseln selbst dar. Madagaskar, auf dessen südwestlichen Höhen und Savannen übrigens das austral-afrikanische Florenelement eine Verbreitungs- und Entwicklungsstätte gefunden hat, würde das Hauptgebiet bilden, das zweite die Maskarenen mit Rodriguez, das dritte die Seychellen.

3. Indisches Florenreich. — Dieses Florenreich erstreckt sich in weiter Zerstreuung von der westlichen Halbinsel Indiens selbst über die östliche bis zu den Gebirgen, welche hier die Scheide gegenüber der boreal-subtropischen Flora im angrenzenden China zu bilden haben, schliesst alle zwischen 17° nördl. Br. und dem südlichen Wendekreise gelegenen Inseln ein (Philippinen, Sunda-Inseln, Malayischer Archipel, Neu-Caledonien mit Einschluss der benachbarten Norfolk- und Lord-Howe-Jnseln, Polynesien, Sandwich-Inseln) und endet mit Inbegriff der tropischen Nordküste Australiens.

Nord-Australien wird jetzt allgemein seit Engler's Vorgange zu demselben Florenreich gezogen, welches auch die nördlich angrenzenden Inseln und Hinterindien enthält. Zwar sind von seinen ca. 1600 Arten fast 41% endemisch und dadurch zeichnet es sich als wohlumgrenztes Gebiet mit in jüngerer Zeit abgeschlossener Entwicklung aus; aber nicht nur sind von den nicht in ihm endemischen Arten ca. 400, also etwa 25%, ein Bestandtheil der allgemeinen Tropenflora und besonders der indischen Monsunländer, sondern es gehören auch seine endemischen Bestandtheile zum indischen Florenelement in Hinsicht auf

Gattungscharakter oder weiter gehende Verwandtschaft. Dagegen bildet das übrige Australien einen scharfen Gegensatz zu der tropischen Nord- und Nordostküste und nimmt Theil an der australen Florenreichsgruppe; nur an den Küstengebirgen von Queensland entlang, ja sogar bis nach Neu-Süd-Wales hinein erstreckt sich noch eine starke Verbreitungslinie tropisch-indischer Sippen und bildet hier ein schwieriger nach seinen Florenelementen zu trennendes Gemisch mit vielen endemischen Arten. Hier hat das tropisch-indische Florenreich auch auf den Gebirgen Coniferen ausgebildet, *Araucaria* und in dem ostwärts und nordöstlich gelegenen Inselgebirgen ausserdem *Dammara*, welche sonst in den Tropen selten sind. Sie fehlen z. B. auch dem tropischen Afrika und ebenso dem westlichen continentalen Antheil Indiens an diesem Florenreich.

Es geht überhaupt durch das indische Florenreich eine Art von Scheidelinie hindurch, welche seine westlichen Landschaften (Hindostan) an das tropische Afrika anschliessen lässt und erst in den östlichen eine viel grössere Fülle neuer, eigenartiger Sippen entwickelt. Einiges Licht auf dieses wichtige Verhältniss wirft die wahrscheinliche geologische Entwicklung des Landes im älteren Tertiär;[1]) während der Eocenperiode bildete Hindostan eine von dem übrigen Asien getrennte Insel, und ein westwärts bis in das jetzige orientalische Gebiet hinein sich erstreckendes Meer schied an seinem nördlichen Gestade die alte indomalayische Flora in ihrer Hauptmasse, selbstverständlich ohne die Verbreitung vieler Einzelarten zu hindern. —

Die Tribus der Palmen, welche diesen Theil der gerontogäischen Tropen auszeichnen, sind schon oben (pag. 436) angeführt, ebenso die Pandanaceen, Zingiberaceen, Musaceen; einige Coniferen, zu denen man noch für Hinterindien Cupuliferen *(Quercus!)* hinzuzufügen hat, als montane Tropenbewohner. Von den Gesneraceen sind hier die Pedalineen ausschliesslich entwickelt; hier ist das Hauptentwicklungsgebiet der Moraceen in ihren beiden Gruppen der Moreen und Artocarpeen, ebenso einer Fülle von Lauraceen mit den ihnen verwandten Myristicaceen. Das Interesse des Areals von Dipterocarpeen, welche für die indische Flora von hoher Bedeutung sind und vom tropischen Himalaya bis Neu-Guinea zu den interessantesten Waldbildnern gehören, ist schon erwähnt, ebenso wie das von *Nepenthes*. Im Uebrigen gilt das über die allgemein verbreiteten Tropenordnungen gesagte mit dem nochmaligen Hinweise auf die zahlreichen hier endemischen Gattungen oder sogar Gattungsgruppen.

Bei der Mannigfaltigkeit der geographischen Gliederung, welche in alter Zeit einen Theil der Länder mehr an Afrika als an Malesien anschloss und in jüngerer Zeit zu neu abgeschlossenen Ländern und Inseln geführt hat, so dass die Zoologie[2]) bekanntlich zwischen den malayischen Inseln und Sunda-Inseln eine an den Eilanden Bali-Lombok vorbeiführende tiefgehende Scheidungslinie annehmen zu müssen glaubt, ist eine reichere Gliederung des ganzen Florenreiches zu Gebieten selbstverständlich. Ich unterscheide als solche: 1. Dekhan, das innere Berg- und Hochland der westlichen indischen Halbinsel umfassend, mit am meisten ausgesprochener Verwandtschaft zum tropischen Afrika; 2. südwestliches Indien, die Südspitze und den dem bengalischen Meerbusen zugewendeten Küstenstrich (Ceylon-Travancore) umfassend; 3. Nepal-Barma und 4. Siam-Annam als die dann östlich folgenden regenreichen Gebiete des mon-

[1]) Nach DYER, Lecture on Plant Distribution; l. c. pag. 25.

[2]) Vergleiche WALLACE, Geographical Distribution of Animals, London 1876; Bd. I, pag. 315, Karte.

tanen und hinterindischen Festlandes, welche schon im Tertiär mit den malayischen Gebieten in unmittelbarem Zusammenhange gestanden zu haben scheinen. Hainan und Formosa werden an das 4. Gebiet angeschlossen; dagegen gehört die Halbinsel Malacca und die Philippinen-Gruppe (welche sehr viel eigenartiges aufzuweisen hat wie alle die einzelnen Inseln) schon zum folgenden Gebiet: 5. Sunda-Inseln, und zwar Sumatra, Java, Borneo. Es folgt dann 6. das Papua-Gebiet, abgegrenzt vom vorigen durch die erwähnte Bali-Lombok- und Macassar-Strasse, so dass schon Celebes und alle in diesem Meridian gelegenen kleineren Inseln dazu gehören, und als Centrum dieses ganzen Gebietes Neu-Guinea, dazu die Marianen, Neu-Caledonien etc. 7. Nord-Australien versteht sich nach dem vorher gesagten von selbst als gut entwickeltes Gebiet, dem dann endlich noch 8. Polynesien und 9. die Sandwich-Inseln folgen.

4. Tropisch-amerikanisches Florenreich (neotropisches Florenreich). — Wir sind von den anderen Continenten her gewohnt, die tropische Flora sich in breiter Ländermasse um den Aequator lagern und tiefe Einschnitte durch die borealen oder australen Florenreiche erst in der Nähe der Wendekreise bewirkt zu sehen. Wenn wir aber unter tropischer Flora nicht nur überhaupt die innerhalb von 12° nördl. Br. und 12° südl. Br. und darüber hinaus beiderseits vom Aequator wachsenden Pflanzen verstehen, welche Hitze ertragen und nöthig haben, wenn wir darunter den botanisch-systematischen Begriff einer aus Ordnungen wie: Palmen, Pandaneen, Araceen, Clusiaceen, Anonaceen, milchenden Artocarpeen etc. (vergl. pag. 433—434) zusammengesetzten Flora verstehen, so können wir nicht das ganze äquatoriale Amerika zu dieser Tropenflora zählen. Denn es beginnt in Süd-Amerika mit einer über den Aequator nordwärts bei Bogota etwas hinausgreifenden Zunge auf der inneren Hochfläche der Anden ein Gebiet, welches schon an der Bai vonGuayaquil, also etwa unter 4° südl. Br., die Gebirgsregion verlässt und sich dann an der ganzen West-Küste entlang bis zu den Breiten ausdehnt, wo die australe Flora auch in den anderen Continenten allgemein zu herrschen beginnt, d. h. also wo sie etwa auf Chile trifft. Die Ostgrenze dieses pacifischen Küstensaumes ohne tropische Flora läuft am Osthange der Cordilleren von Bogota und Quito durch Ecuador, Peru und Bolivien so, dass nur die inneren Plateaus und der Westabhang der Küstenkette gegen den Stillen Ocean hin als extratropisch im Sinne der gegebenen Definition gelten, während der feuchte Osthang der Anden bis hoch hinauf zu den Regionen mit Wachspalmen und epiphytischen Berg-Orchideen das tropische Florenelement zu einer reichen montanen Entfaltung gebracht hat. Die südliche Grenze der neotropischen Flora verläuft dann weiter vom bolivischen Cordilleren-Plateau auf Oran und Salta in Argentinien zu, wo aber am Osthange der Anden noch reiche Tropenwälder sich ausbreiten, und verläuft dann mit mannigfachen Ausbuchtungen durch den Gran Chaco am Unterlauf des Paraná entlang bis zum ungefähren Abschluss in Uruguay. Der Norden des neotropischen Florenreiches zeigt eine ähnliche Einbuchtung durch das mexikanische Hochland, um welches herum der Tropenstrich nur einen schmaleren Küstensaum an beiden Oceanen bildet, während die Antillen- und Bahama-Inseln, ja sogar neueren Forschungen zufolge die südliche Hälfte von Florida noch vollen Antheil an den Tropencharakteren haben. Aber wie auf dem mexikanischen Hochlande boreale Sippen ausgebreitet sind, so auf den inneren Hochplateaus der Anden und in dem pacifischen Küstengebiet neben wenigen borealen überwiegend australe Sippen.

Dabei ist nicht zu übersehen, dass bei der oceanischen Abgeschlossenheit

Amerika's südlich von 50° nördl. Br. und der für die Verbreitung mancher Sippen günstigen Erhebungslinie der Andenkette an seiner Westseite gewisse Gattungen und Ordnungen sich von Mexiko, ja sogar von den südlichen Vereinigten Staaten, durch die Tropen hindurch bis nach dem nördlichen Patagonien hin verbreitet finden und dadurch die australen, tropischen und borealen Gebiete Amerika's verknüpfen. Es ist hierbei hinsichtlich der Ordnungen in erster Linie an die Cacteen zu denken, welche eine specifische Eigenthümlichkeit der amerikanischen Flora als solcher bilden, unbekümmert um die sonstigen Eigenschaften der Floren vom Gebiet des Colorado in Nord-Amerika südwärts bis zum patagonischen Rio Negro. Eine zweite ähnliche Ordnung bilden die Loasaceen. Auch die Agave-Arten verhalten sich ähnlich, sind aber immerhin mehr an den heissen Gürtel gebunden.

Von neotropischen Charaktersippen ist zunächst an die betreffenden Tribus der Palmen zu erinnern, welche sich ganz in den angedeuteten Florenreichsgrenzen halten. Ebenso die Cyclanthaceen, welche in Amerika an die Stelle der gänzlich fehlenden verwandten Pandaneen getreten sind. Aus der Klasse der Coronarien sind dann noch die merkwürdigen, oft niedrige Bäume bildenden Vellosien als beschränkte Ordnung bemerkenswerth, aber noch in viel höherem Grade die zahlreichen Bromeliaceen. Unter den Dikotylen bilden die Marcgraviaceen eine interessante Charakterordnung, ebenso die Vochysiaceen und noch einige andere kleinere Sippen, welche nicht zu den auffälligen Zügen der Flora gehören; eher verdient noch Erwähnung, dass die Begoniaceen und Melastomaceen im tropischen Amerika einen bedeutenden Reichthum an Arten entfalten, obwohl sie auch im tropischen Asien nicht zurücktreten.

Als Floren-Gebiete ergeben sich hier die natürlichen Abschnitte: 1. Parana-Gebiet, den südlichen Theil zwischen dem Gran Chaco und der atlantischen Küste am Paraguay und Parana bis zu deren nördlichen Wasserscheide ausfüllend; 2. Amazonas, das ganze Gebiet dieses Riesenstromes umfassend und zugleich den Küstenstrich von Guyana; 3. Magdalena-Orinoko-Gebiet mit dem inneren Hochland von Guyana und den tropischen Anden von Ecuador und Colombia, bei 12° nördl. Br. gegen das fünfte Gebiet abschliessend; 4. Antillen-Gebiet (= Westindien in anderer Bezeichnung) mit den Inseln im mexikanischen Golf; und endlich 5. Mexiko das südliche Nord-Amerika vom 12° nördl. Br. bis zum mexikanischen Hochplateau umfassend.

b) Die australen Florenreiche.

Während der Tropengürtel eine nicht unbeträchtliche Menge gemeinsamer Charakterzüge in allen 4 Florenreichen entwickelt hat, während das massige Auftreten von Palmen allein schon zusammen mit epiphytischen Orchideen und kletternden Araceen einen bestimmten Charakter von Tropenvegetation giebt, obgleich diese 3 Ordnungen sämmtlich auch nördlich und südlich der beschriebenen Tropengrenzen vorkommen, so fehlt es an durchgreifenden gemeinsamen Merkmalen für die Gesammtheit der australen Florenreiche. Negativ kann man sie zunächst von den Tropen als Florenreiche südlich von deren Grenzen ohne Palmen, epiphytische Orchideen, ohne Pandaneen in der Alten- oder Cyclantheen in der Neuen Welt, ohne Kautschuk liefernde Milchsaft-Bäume der Dikotylen, ohne Clusiaceen etc. unterscheiden; denn wo sich in den allgemeinen Grenzen der australen Florenreiche die eine oder andere Art der genannten Ordnungen vorfindet, darf das nur als eine locale Ausbreitung der betreffenden

nächstanstossenden tropischen Flora gelten. So zum Beispiel, wenn die Palmen an der Ostküste Australiens (*Livistona australis*) bis zum Gippslande, oder auf Neu-Seeland und Chatham-Insel (*Kentia sapida*) bis weit über den 40. Breitenkreis hinausdringen: das sind die fernsten Ausläufer oder die letzten Ueberbleibsel der tropischen Wanderungslinie, in diesem Falle zum indischen Florenreich, Gebiet Nord-Australien und Papua, zugehörig.

Diese Wanderungslinien geben aber auch zugleich einen Hinweis auf die Entstehungsart der australen Floren, von denen anzunehmen ist, dass sie sich aus der allgemeinen Tropenflora durch Entwicklung neuer Sippen ausgeschieden haben. Diese Sippen gehören oft zu denselben Ordnungen wie innerhalb der Tropen, oft zu ganz anderen, und oft sind es merkwürdiger Weise dieselben wie in den borealen Florenreichen. Ueber das Zustandekommen dieser Thatsache sind mannigfache Hypothesen aufgestellt, und um hier nicht zu weit in ein schwieriges Gebiet einzugehen, in welchem sehr viel Einzelkenntnisse nothwendig sind, mag es genügen, auf das oben pag. 192—201 Angeführte zurückzuverweisen.

Die besonderen Ordnungen, oder auch häufig die sonst charakteristischen Sippen höheren Grades als Gattungen, sind in den australen Florenreichen merkwürdig zerstreut und in continentaler Arealverschiedenheit. So sind z. B. die *Centrolepideen* als eine australe Ordnung aufzufassen, da sie die borealen und boreal-subtropischen Florenreiche überhaupt nicht berühren, in die Tropenflora wirklich weit hinein sich nur im indischen Florenreich erstrecken, wo sie eine Art bis Cambodja vorgeschoben haben, während ihre ganze Hauptmasse nur in Austral-Asien und im australen Amerika vorkommt, aber keine von ihnen im australen Afrika; letzteres besitzt dafür eine noch grössere Menge von *Restiaceen*, welche auch in Austral-Asien häufig sind, aber nun wiederum im australen Amerika fehlen.

Der Ausdruck »Austral-Asien« soll der Kürze halber für die südlich vom tropischen Florenreiche »Indiens« liegenden Länder gebraucht werden, also für Australien selbst südlich vom Wendekreise in ungefährer Grenzangabe, für Tasmanien, für Neu-Seeland in soweit seine Gattungen nicht zum alt-indischen Florenelement gehören, und die nächst gelegenen kleinen Inseln. Da Nord-Australien mit dem südlichen Asien zu einem Florenreich gezogen ist, und der Name »austral« hier als Gruppenbezeichnung für die 4 südlich der Tropen gelegenen Florenreiche genommen wird, giebt es thatsächlich keine kürzere Bezeichnung als »Austral-Asien«. Australien bezeichnet den fünften Continent allein in geographischer Abgrenzung.

Ebenso sind im Caplande die *Ericaceen* so überaus zahlreich und charakteristisch, während Australien fast gar keine Repräsentanten dieser Ordnung, wohl aber die nach Hunderten zählenden *Epacrideen* als Glieder einer allernächst verwandten Ordnung der *Bicornes* besitzt. Das australe Amerika hat in diesem Falle nichts ähnliches für sich, und ist überhaupt ebenso wie Neu-Seeland viel weniger produktiv an eigenartigen Gattungs- oder gar höheren Sippen-Typen. Um daher in den australen Florenreichen auch den inneren Zusammenhang zu erfassen, muss man noch über den Begriff repräsentativer Gattungen und Tribus im Rahmen derselben Ordnung hinweg an repräsentative Ordnungen selbst denken, welche sich in der Abgeschlossenheit ihres Entwicklungsreiches in Erdperioden herausbilden konnten und von denen, wenn sie entweder nicht wanderungsfähig (über den Ocean oder weite Länderstrecken) oder nicht acclimatisationsfähig sich erwiesen, fast kein Repräsentant über die ursprünglichen Grenzen des betreffenden Florenreiches hinausgelangte. Andere Ordnungen freilich sind weiter in der australen Ländergruppe verbreitet und sind dann nur nach Tribus oder

Gattungen in den einzelnen Florenreichen geschieden. Von diesen sind die *Proteaceen* als bestes Merkmal der Ländergruppe voranzustellen, und sie sind mit Berücksichtigung dieses Zweckes auch schon oben (pag. 217—218) in ihrem Areal ausführlich erörtert. Zwar geht daraus auch hervor, dass die Tropen einige Proteaceen besitzen; allein sie fallen in ihrer Bedeutung ziemlich fort, scheinen höchstens in den lichten Wäldern des Inneren von Guyana eine wesentlichere Rolle zu spielen, und müssen entweder als verwandte Vorposten der australen kräftigen Gattungen betrachtet werden, oder als verwandte Ueberbleibsel. Das letztere erscheint mir wahrscheinlicher: als die allgemeine Tropenflora mit Einschluss des Stammes der Proteaceen sich aus den australen Continentspitzen zurückzog, hinterliess sie in den Proteaceen und anderen Typen entwicklungsfähige Sippen, welche das sich leerende Terrain für sich unter neuer Formenentwicklung besetzten und die Länder allmählich zu eigenen Florenreichen sich gestalten liessen; die jetzigen tropischen Proteaceen würden dann die überlebenden Träger der alten tropischen Stammform sein.

Von anderen Charakterordnungen allgemeiner Verbreitung sind nur noch wenige erwähnenswerth, zunächst die Umbelliferen *(Apiaceen)*. Es ist zwar bekannt, dass dieselben ebenfalls in den borealen Florenreichen eine hervorragende Rolle spielen; dennoch aber darf man ihre Eigenschaft für die australe Gruppe nicht unterschätzen, da sie ihren Rang dort mit ganz anderen Gattungen behaupten als im Norden; in manchen Ländern, dort wo höhere Gebüsche am meisten verbreitet sind, treten sie in ihrer Masse zwar zurück (Cap, Australien), sind aber dafür im australen Süd-Amerika hervorragend und besondere Formationen bildend.

Von den weniger allgemein verbreiteten Ordnungen spielen auch die *Anacardiaceen* noch theilweise eine bedeutende Rolle; die Cruciferen *(Brassicaceen)* treten hier schon wieder in endemischen Gattungen auf, ähnlich wie in den wärmeren borealen Gebieten; *Oxalideen*, und *Geraniaceen* mit *Tropaeolaceen* (als Repräsentativ-Ordnungen) sind reich entwickelt, ebenso viele *Caryophyllen*, von den *Saxifragaceen* treten besondere Tribus *(Cunonieen, Escallonien)* auf, die *Crassulaceen* sind wiederum an einigen Stellen stark entwickelt, die *Phaseolaceen* und *Asteraceen* spielen auch hier wieder eine Rolle von hoher Bedeutung. Cupuliferen *(Fagus)* sind theilweise vorhanden. Die *Coniferen* sind in dieser Gruppe gleichfalls charakteristisch, wenn auch nicht in dem Maasse wie im Kreise der borealen Florenreiche: die Sippe der *Actinostrobeen* gehört ihr an als Tribus der Cupressaceen.

Unter Zusammenfassung des Gesagten lässt sich leicht bemerken, dass die Eigenthümlichkeiten jedes continentalen australen Landstückes in dieser Florenreichsgruppe noch viel stärker ausgeprägt sind als in der tropischen Gruppe. Erst in dem antarktischen Florenreich gilt wiederum eine erhöhte Gemeinsamkeit der Verbreitung für mehrere Continente, doch fällt Afrika aus geographischen Gründen hinsichtlich der Betheiligung an diesem Florenreich fort. Nachdem die subtropisch-australen Florenreiche schärfer geschieden sind als die boreal-subtropischen, ja auch als die tropischen Florenreiche selbst, folgt im antarktischen Florenreich mit seinen Ausläufern in das südliche Australien, Neu-Seeland und tief in den amerikanischen Continent entlang der Andenkette hinein eine erhöhte Verbindung der Continente und ihrer Insel-Ausläufer, was Engler veranlasst hatte, in den australen Florenreichen insgesammt ein gemeinsames

Florenelement, das alt-oceanische genannt, als zur verschiedenartigen Ausbildung gelangt anzunehmen.

5. Südafrikanisches Florenreich. — Es ist dies von allen Florenreichen überhaupt das kleinste; und wenn man seinen in Erstaunen setzenden Reichthum an endemischen Arten, Gattungen, Tribus und selbst Ordnungen mit seiner geringen Flächenausdehnung zusammenhält, so darf man behaupten, dass in diesem Florenreich der verhältnissmässig grösste Formenentwicklungs-Reichthum zum Ausdruck gelangt sei, dass es auch hier im Durchschnitt die kleinsten Areale gäbe. Die Nordgrenze des Florenreichs fällt etwa an den Unterlauf des Oranje-Flusses, der nur in seinem Oberlauf auf den Hochplateaus von einer so entschieden australen Flora (welche sich auf den Höhen neben der Natal-Küste hinzieht) überbrückt wird, dass man dort das Florenreich in das südliche tropische Afrika hinein sich erstreckend ansehen muss, während dessen fernste Ausläufer mit sehr zerstreuten Wanderungslinien über die äquatorialen Gebirge Afrika's bis Abessinien, und in einigen ganz isolirten Vorkommnissen noch weiter nördlich sich erstrecken. Aber diese Ausläufer sind ganz verschwindend an Fläche und scheinen nur wenige Arten, keine Genossenschaften, ausgebreitet zu haben. Von Charakterordnungen sind hier, abgesehen von den schon kurz zuvor als allgemein austral genannten, noch folgende anzuführen oder mit zusätzlichen Bemerkungen zu wiederholen: Die Coronarien haben in einer Fülle von Irideen, Amaryllideen und Liliaceen für einen reichen Blüthenschmuck gesorgt; von Orchideen sind zahlreiche terrestrische Arten vorhanden; neben den nie fehlenden Gräsern und Cyperaceen sind die Juncaceen und Restiaceen hervorragend an Artenreichthum. Unter den Labiatifloren zeichnen sich die Selagineen als eine fast ganz endemische Ordnung aus; die Asclepiadeen sind sehr häufig, die Asteraceen in theilweise hoch strauchigen Repräsentanten, auch viele Campanulaceen. Die Ericaceen bilden einen oft genannten Charakterzug des Caplandes mit einer sich in wenigen Sippen höheren Ranges bewegenden Artenfülle. Die Rosaceen sind neben Phaseolaceen, weniger den Mimosaceen *(Acacia)* häufig; die Bruniaceen bilden eine kleine hier endemische Ordnung, ebenso die Penaeaceen (Ordnung 54 und 88 der systematischen Aufzählung.) Die berühmten Proteaceen sind im Caplande hauptsächlich mit den endemischen Gattungen *Protea* und *Leucadendron* vertreten, von denen die letztere Gattung einen physiognomischen Charaktertypus des Landes in *L. argenteum* darstellt. Die Mesembryaceen sind ebenfalls fast ganz auf dies Florenreich beschränkt und setzen sich aus hunderten von Arten der Gattung *Mesembryanthemum* selbst zusammen, die eine von den wenigen gut wanderfähigen Gattungen des Florenreichs darstellt und daher auch noch in grösserer Menge in die Kalahari hinein übergesiedelt ist. Die Geraniaceen sind durch die enorme Entwicklung der Gattung *Pelargonium* ausgezeichnet; ebenso ist *Oxalis* in reicher Artenfülle vorhanden. Die Polygaleen bilden häufige Sträucher. Von den Rutaceen ist die Tribus der Diosmeen in diesem Florenreich mit der Hauptmasse aller ihrer Gattungen und Arten vertreten, andere Tribus fehlen. Von den Anacardiaceen hat die grosse Gattung *Rhus* eine Artenfülle entwickelt. Die Cruciferen glänzen durch fast nur eine grosse endemische Gattung: *Heliophila.* Die Cupuliferen fehlen.

Die Hauptmasse der bunten, von so sehr vielen charakteristischen Sippen höheren Ranges zusammengebrachten Flora steckt auf engem Raume im 1. Gebiet: südwestliches Kapland, welches schon durch die hinter dem Küstengebirge folgende Karroowüste im Norden und durch den Gauritz-Fluss im Osten

begrenzt wird; in ihm sind Gebüsche häufig, doch fehlen Wälder. Diese zeichnen das 2. Gebiet: südöstliches Kapland, aus, welches den weiteren Küstenstrich bis zur Berührung mit der von Natal an der Küste entlang ausgedehnten tropischen Flora einnimmt. Die inneren Flächen, meist ohne Ericaceen und Proteaceen, enthalten noch viel *Mesembryanthemum, Crassula, Aloë*-Arten und andere dem trockneren Klima angepasste Formen, welche allmählich zur Kalahari-Wüste überführen; sie bilden das 3. Gebiet: inneres Capland. Als Anhang gilt die Insel St. Helena.

6. Australasisches Florenreich. — Südlich von der oben angegebenen Grenze des tropisch-indischen Florenreichs im nördlichen Australien breitet sich dieses Florenreich durch den ganzen grossen, in seinem Innern stellenweise wüsten, sonst aber mit Salzkräutern, Steppengräsern und undurchdringlichen Gebüschen bedeckten Continent aus und schliesst Tasmanien an seiner Südspitze mit ein. Die Mischung mit tropischen Elementen, welche in Süd-Afrika durch die zwischenliegenden Wüsten und Hochplateaus vermittelt wurde, auf denen sowohl tropische als australe Sippen Platz greifen konnten, findet hier in einer ähnlichen Weise in den Steppen und Wüsten des Innern statt, die nach Norden zu allmählich in tropische Savannen übergehen. In diesem sind gewisse Arten des australen Elements (z. B. *Eucalyptus, Xanthorrhoea)* ebenso ansässig geworden, wie Arten des tropischen Florenelements im Schoosse der australen Flora, was oben schon von einigen weit nach Süden hinabreichenden Palmen erwähnt wurde.

Der Reichthum an eigenthümlichen Sippen, von den Arten bis zu einzelnen Ordnungen hinauf, ist auf grösserem Flächenraum dem in Süd-Afrika entwickelten ungefähr gleich und findet sich, gerade im Vergleich mit dem letzteren Florenreich, so oft in repräsentativer Ordnungsform.

Hier sind von den Monokotylen die Haemodoraceen als endemische Ordnung mit Restiaceen, Eriocauleen und Xyrideen entwickelt neben den Gräsern und Cyperaceen; die Centrolepideen sind in geringer Zahl dennoch charakteristisch; von den Juncoideen sind die Kingien, Xanthorrhoeen und Xerotideen als physiognomisch höchst interessante Tribus hier endemisch. Strauchige Asteraceen, Rubiaceen, dann die endemischen Stylidiaceen und Goodeniaceen, die oft erwähnten Epacrideen (repräsentativ für die hier schwach vertretenen Ericaceen), dann Myoporeen (repräsentativ für die hier fehlenden Selagineen), strauchige Labiaten (Salviaceen) aus der Tribus der Westringien sind die am meisten hervorzuhebenden gamopetalen Dikotylen, denen sich von den choripetalen anschliessen: Myrtaceen in einer die Wälder und Gebüsche des Landes mit besonderem Charakter versehenden Fülle, darunter die kapselfrüchtigen in einer auf Australien beschränkten Tribus: *Chamaelaucieae* mit 12 Gattungen, auch die Leptospermen mit $\frac{2}{3}$ in Australien streng endemischen und den übrigen nur wenig weit verbreiteten Gattungen, in dieser letzteren Tribus die für Australien hervorragendste Gattung *Eucalyptus* mit ca. 150 endemischen Arten; dann die Phaseolaceen in wiederum anderen Sippen als im Kaplande, besonders ausgezeichnet aber die Mimosaceen durch die Gattung *Acacia* mit ca. 300 endemischen Arten, von denen der Hauptbestandtheil einer eigenen, nur wenig über Australien hinaus verbreiteten Section: *Acaciae phyllodineae,* angehört. Neben den schon oft erwähnten Proteaceen mit ihren Hauptgattungen: *Banksia, Hakea, Grevillea, Dryandra,* treten hier die Thymelaeen mit der grossen Gattung *Pimelea* auf. Die Sterculiaceen sind in australen Sippen hier entwickelt, ebenso die Dilleniaceen; die Stackhousiaceen und Tremandreen sind hier endemisch, die Pittosporeen erreichen in Australien

ihre stärkste Entwicklung. Die Rutaceen haben gegenüber den afrikanischen Diosmeen als endemische Tribus die Boronieen aufzuweisen. Von apetalen Dikotylen bilden dann noch die Casuarinen eine auf Australien als auf ihr Ursprungsland weisende Ordnung; die Cupuliferen *(Fagus)* sind in einigen Arten im südöstlichen Berglande des Florenreichs. Von den Cupressaceen, Tribus Actinostrobeen, ist *Callitris* eine weit verbreitete Gattung.

Auch hier ist wiederum der grosse Reichthum der Flora nicht gleichmässig durch das ganze Land zerstreut, sondern während die weiten wüsten Strecken und das Gras- und Buschland des Inneren eine ziemlich eintönige Vegetation aus stetig wiederkehrenden Gattungen und einigen sehr weit verbreiteten Arten besitzen, häuft sich an drei Ecken des Landes: im Südwesten, in der südlichen Mitte (in den Gegenden am Spencer Golf), und im Südosten von Tasmanien bis Neu-Süd-Wales ein um so grösserer Reichthum an Gattungen und Arten. Da Tasmanien eine sehr grosse Anzahl endemischer Arten für sich allein hat, so ist damit und durch die abweichende Verschiedenheit des Florencharakters in den genannten Ecken überhaupt die Eintheilung in 4 Floren-Gebiete vorgeschrieben, nämlich: 1. West-Australien, 2. Süd-Australien, 3. Ost-Australien und 4. Tasmanien. Die mannigfaltigste Flora von diesen vier Gebieten besitzt unzweifelhaft West-Australien mit ca. 3300 Arten, von denen 80% (!) endemisch sind; es ist dies der stärkste, in irgend einem continentalen Gebiete beobachtete Endemismus; in Ost-Australien ist die Artenzahl nach Abzug der tropisch-indischen Elemente vielleicht die gleiche, und der Endemismus mag 40% betragen; Süd-Australien hat ca. 1300 Arten mit 17% an Endemismen, Tasmanien nur wenig mehr als 1000 mit 15%. — Die drei Gebiete des Continents treffen im Innern ohne irgend welche scharf ausgesprochenen Grenzen auf einander. Wie es scheint, sind sie ursprünglich als Inselgebiete einer eigenen Entwicklung überlassen gewesen und haben, als das sie trennende Meer sich hob und das wasserarme Innere des Continents entstand, das letztere mit einigen wenigen dazu gut geeigneten Sippen allseitig bevölkert.

7. Andines Florenreich. — Dieses Florenreich nimmt die inneren Hochplateaus der Andenkette im südlichen Amerika von Bogota an und deren Westabhang gegen den pacifischen Ocean hin ein und erstreckt sich dann, mit der oben genannten Grenzlinie an die amerikanische Tropenflora stossend, durch Chile und Argentinien bis etwa zum 41° s. Br.; hier wird es seinerseits vom antarktischen Florenreich ohne deutliche Grenze allmählich abgelöst, und dieses erstreckt sich mit seinen eigenen Charakterformen auf einzelnen Piks der Anden immer höher steigend und seltener werdend bis nach Bolivien hinein, nimmt also dem andinen Florenreich gerade so eine Bergland-Zunge, wie dieses sie dem neotropischen Florenreich nimmt.

An charakteristischen Ordnungen und Sippen niederen Grades ist dieses australe Reich sehr viel ärmer als die beiden vorigen; dafür wird seine Mannigfaltigkeit dadurch erhöht, dass die als »amerikanisch« bezeichneten Sippen (wie Cacteen), welche von Texas und Arizona bis Valdivien durchlaufen, auch hier Gelegenheit zu stellenweise reicher Entwicklung gefunden haben. Es steht dadurch das andine Florenreich in innigerer Verwandtschaft mit der Tropenflora, als die beiden vorigen australen Reiche; und es besteht ausserdem jedenfalls eine innigere Beziehung zwischen ihm und dem durch einen nicht allzubreiten Tropenstrich getrennten subtropisch-borealen Mexiko, als zwischen dem Caplande und den Mittelmeerländern einerseits und zwischen dem extratropischen

Australien und dem subtropisch-borealen Ost-Asien andererseits, obgleich ja bei der Wichtigkeit der continentalen Absonderungen alle diese Beziehungen eine gewisse fühlbare Stärke haben.

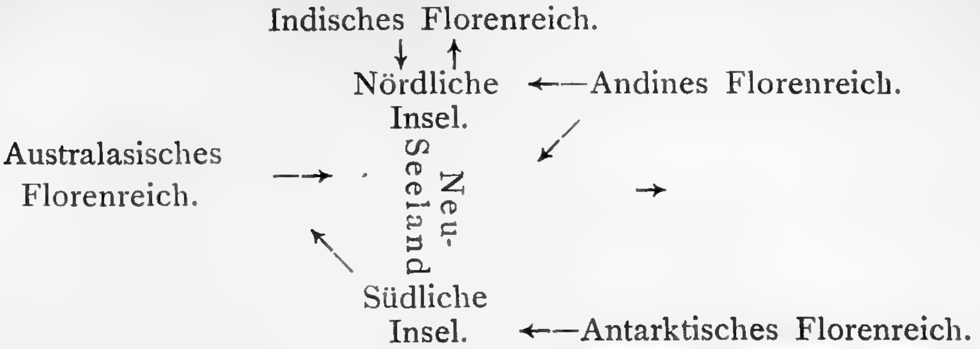
Von monokotylen Ordnungen bemerkenswerthen Charakters finden sich die Restiaceen auch hier, sonst die bekannten in neuen Charaktergattungen. Die Dikotylen haben einen erstaunlichen Reichthum an strauchigen oder krautartigen, vielfach auf der Höhe der Anden in die sonderbarsten Gestalten gekleideten Asteraceen entwickelt, daneben Calycereen, Plumbagineen; neben Convolvulaceen, Hydrophylleen und Boragineen auch die Nolaneen, sehr viel Solanaceen, viele Scrophulariaceen, Plantagineen. Von Choripetalen: zahlreiche Escallonien von den Saxifragaceen, viele Ribesiaceen; von den Rosaceen die Quillajeen-Tribus, alle Leguminosen-Ordnungen. Die Proteaceen sind schwach an beschränkten Theilen des grossen Florenreiches entwickelt, ohne den Reichthum des Caplandes und Australiens auch nur annähernd zu erreichen. Die Caryophyllen sind zahlreicher, charakteristisch die endemische Ordnung der Tropaeolaceen und die Tribus der Geraniaceen: Vivianieen; ferner zahlreiche Oxalideen, Rhamneen, Celastraceen, Ilicineen, Berberideen und Lardizabalaceen. Die Cupuliferen sind entwickelt, der Reichthum an Coniferen ist grösser als in den beiden vorigen Florenreichen.

Als Gebiete ergeben sich hier: 1. Die tropischen Anden selbst, als breites Innenplateau mit schmaler Zunge nordwärts verlaufend, dazu der pacifische Küstenstrich zwischen 4° und 20° s. Br.; 2. das chilenische Gebiet, als südlicher Küstenstrich von 20° s. Br. bis 41° s. Br., und 3. das argentinische Gebiet mit der atlantischen Seite des Florenreiches. Dazu kommen zwei besondere Inselgebiete im Anschluss an die vorigen: die Gallapagos-Inseln und Juan Fernandez; auf letzterer Insel ist aber unzweifelhaft auch das neotropische Florenelement stark entwickelt.

8. Neu-Seeland. — Unter den australen Ländern und Inseln nimmt Neu-Seeland eine eigenthümliche Stellung ein. Es schliesst sich trotz der geographischen Lage bei Australien nicht etwa an dieses Land an, sondern trotz mancher auf dem Wege directer Einwanderung entstandener Gemeinsamkeiten in vielen Stücken vielmehr an das andine Florenreich, speciell an Gattungen der chilenischen Anden. Aber auch diese Gemeinsamkeit ist nicht gross genug, um Neu-Seeland dort anschliessen zu können; denn gleichzeitig werden seine beiden Inseln noch von den Elementen zweier anderer Florenreiche bevölkert, die nördliche Insel hauptsächlich vom tropisch-indischen, die südliche vom antarktischen Florenelement. So hat Neu-Seeland keine Ordnung oder Tribus für sich allein zur Entwicklung gebracht, wie die übrigen australen Florenreiche unter gleicher Breite, und auch nur eine kleinere Zahl von Gattungen, nämlich 18 nach ENGLER's[1]) ausführlicher Pflanzenliste. Dabei herrscht aber in den Arten ein sehr starker Endemismus, so dass in sofern der Eindruck eines gut entwickelten australen Gebietes entstehen würde, wenn nicht ein fester Anschluss nöthig wäre. Die Anschlüsse sind hier nochmals versinnbildlicht:

---

[1]) Versuch e. Entw. d. Pflanzenwelt, Bd. II, Kap. 3.



Wenn also aus Neu-Seeland ein eigenes Florenreich gebildet wird, so geschieht es hauptsächlich wegen seiner eigenthümlichen Mittelstellung mit einer aus dieser hervorgegangenen Flora beschränkter Art-Areale. —

9. Antarktisches Florenreich. — Südlich aller eben betrachteten australen Florenreiche, welche jedes für sich (Neu-Seeland ausgeschlossen) so sehr viel Eigenthümliches in Sippen höheren Ranges mit oft zu eigenen Ordnungen hinneigenden Entwicklungen zeigen, hört diese Abgeschlossenheit auf und es beginnt ein grösserer Austausch der Continente, — wie schon mehrmals hervorgehoben. Im hohen Norden ist ein einziges Gebiet (das arktische) der Ausdruck der höchsten circumpolaren Gemeinsamkeit; im antarktischen Süden entspricht diesem ein gemeinsames Florenreich, welches, wie das arktische Gebiet seine Wanderlinien tief in die südlich sich anschliessenden Gebiete erstreckt hat, so auch mit repräsentativen Arten in die südlichen Bergländer der subtropischen australen Florenreiche tief eingreift. Es gehört also zu seinem Areal die Südspitze Amerika's etwa südlich vom 41° s. Br. und ein Theil der nördlich davon liegenden Andenkette, die Maluinen-Inseln, Süd-Shetland, Neu-Süd-Georgien, Tristan d'Acunha, St. Paul und Amsterdam, Kerguelen- und Prinz Edward-Insel, Crozet-J., Macdonald- und Emerald-Insel, und ausserdem die Ausbreitungen desselben Florenelemente in Tasmanien, den australischen Alpen, und auf den neuseeländischen Alpen. In diesen Inseln und Landstrichen treten nicht wenige charakteristische Gräser, Juncaceen, Umbellaten (Apiaceen) aus der Tribus Mulineen, die Gattung *Bolax* u. a., auf; hier breiten sich sowohl boreale als australendemische Gattungen von Ranunculaceen und Cruciferen in wenigstens auf das Florenreich beschränkten Arten aus (z. B. auf Kerguelen die endemische Crucifere *Pringlea antiscorbutica)*; von Rosaceen treten die Sanguisorbeen häufig auf *(Acaena)*, hier scheint das Entwicklungsgebiet der Gunneraceen zu sein, ebenso das der antarktischen Buchen, welche schon für das südliche Australien und Chile als charakteristisch angeführt wurden. Was Engler von seinem »altoceanischen Florenelement« angiebt, dass seine Formen über weite Meeresräume zu wandern organisirt gewesen seien, wird durch die Verbreitungsareale der in dieses antarktische Florenreich gehörenden Arten und Gattungen bestätigt, welche fast alle zerstreut sind.

Als Gebiete haben wir hier zu unterscheiden: 1. Das pacifische Patagonien als schmaler Küstenstrich bis zum jenseitigen Hange der Anden mit dem Feuerlande; 2. das atlantische Patagonien auf der Ostseite der Anden; 3. alle antarktischen Inseln; diese lagern sich auch um das südliche Afrika herum, welches sonst von der antarktischen Invasion sich am meisten frei gehalten hat.

3. Die borealen Florenreiche.

Die weiten, nördlich der angegebenen Tropengrenzen sich ausdehnenden Landflächen aller drei Continentalmassen schliessen, nach Abzug der Uebergangs-

gebiete, zu Florenreichen mit einem neuen und systematisch gut abgesonderten Vegetationscharakter zusammen, der seine allgemeinsten Grundzüge von Persien und Arizona an bis zum Nordpol beibehält, wiewohl die biologischen Charaktere eine mächtige Verschiedenheit aufweisen, und auch systematisch eine Theilung in 5 Florenreiche zur Nothwendigkeit wird. In diesen Reichen bestehen die Wälder, wo das Klima überhaupt solche zulässt, in erster Linie aus *Coniferen* von den Gattungen *Pinus*, *Abies*, *Larix* und ihren Verwandten, aus den verschiedenen *Cupuliferen* und *Julifloren* (mit Ausschluss der Ordn. 191 und 195 auf pag. 346), *Ulmen*, *Ahorn-*, *Linden-* und *Eschen*-Arten, auch *Amygdalaceen;* Halbsträucher aus der *Ericaceen*-Ordnung sind vom Norden bis zu den Südgrenzen artenreich verbreitet, die grösste Mannigfaltigkeit aber erreichen Ordnungen mit vorzugsweise entwickeltem Krautcharakter: *Primulaceen*, *Plumbagineen*, *Apiaceen* (Umbelliferen), *Saxifrageen*, *Rosaceen*, *Dianthaceen*, *Cruciferen* und *Ranunculaceen;* dazu wie überall *Gräser*, *Cyperaceen*, *Juncaceen*, *Liliaceen; Compositen*, *Labiaten* und *Personaten; Leguminosen*, *Salsolaceen* in den für sie geeigneten Gebieten, *Polygoneen*, und noch viele Ordnungen von geringerer Mannigfaltigkeit der Gattungen und Arten.

Es ist nicht nöthig, noch genauer auf die im Ordnungssystem der Blüthenpflanzen liegenden Charaktere der borealen Florenreiche einzugehen, da wir gerade mit dieser Flora durch stete Anschauung am meisten vertraut sind; das Ordnungssystem einer guten Flora von Mittel-Europa gilt auch in der Hauptsache zugleich für Asien nördlich vom Himalaya und für die Vereinigten Staaten Amerika's. Natürlich wird es für die um den nördlichen Polarkreis herum liegenden Länder ärmer, nahe den südlichen Grenzen der Florenreiche dieser borealen Gruppe erheblich reicher. Es treten in ihnen auch einige besondere Ordnungen auf, besonders die *Platanen*, *Juglandeen*, auch *Elaeagneen* und *Tamariscineen*, welche ein fast ausschliessliches Merkzeichen für die boreal-subtropischen Florenreiche, von den Mittelmeerländern an bis China-Japan und Virginien, darstellen. Dazu finden sich tropisch-australe Ordnungen in einigen neuen Vertretern, welche als jüngste Umwandlungen aus dem ältesten tropischen Florenstamm in diesen Ländern gelten können, wie z. B. einige Palmen, Myrtaceen und Lauraceen; aber so interessant ihr Auftreten auch für diese Florenreiche ist, so wenig bestimmen sie deren allgemeinen Charakter durch Artenfülle oder ausschliessliche Herrschaft in einzelnen Vegetationsformationen.

Die Einheit des allgemeinen, wenn auch vielfach umgemodelten und zu Besonderheiten umgewandelten Charakters lässt sich in der Entwickelungsgeschichte der nördlichen Erdhälfte auf zwei Hauptumwälzungen zurückführen, welche die alte Tropenflora auf ihre heutigen Grenzen beschränkt haben: Im älteren und mittleren Tertiär hat sich vom Norden her, vielleicht aus den Beringsmeerländern heraus oder von mehreren hochnordischen Plätzen gleichzeitig ausgehend, ein gemeinsamer älterer Kern dieser Flora südwärts verbreitet und wahrscheinlich die Länder der ganzen borealen Florenreichsgruppe erfüllt. Es musste dieses Haupt-Florenelement beim Vordringen in die südlicheren Länder, von denen aus ein erneuter ungehinderter Austausch nicht stattfinden konnte, sich nach Continenten und, sofern dieselben durch Scheidelinien im Innern sich nach westlichen und östlichen Hälften gliederten, auch nach kleineren Ländercomplexen allmählich gliedern und dadurch den Grund zu der späteren Herausbildung eigener Florenreiche legen. Wir bezeichnen dieses Florenelement mit ENGLER als »arkto-tertiär.«

In den fossilen Resten zeigt sich dieses arkto-tertiäre Element schon eben-

falls nach klimatischen Zonen gegliedert: die Forschungen NORDENSKIÖLD's und HEER's haben dargethan,[1]) dass sich innerhalb der tertiären arktischen Zone bereits zwei Gürtel unterscheiden lassen, von denen der äussere bis 75° nördl. Breite gehende viele mit der Tropenflora noch deutlicher verwandte Sippen enthielt, der innere von 75—80° nördl. Br. reichende dagegen eine eigentlich »boreale« Flora im strengen Sinne. Die Sippen jenes südlicheren Nordpolargürtels kennen wir ausserdem besonders aus 3 Stellen: fossil im Miocen des mittleren Europa's, und noch jetzt lebend in dem virginischen Florengebiet des mittleren Nord-Amerika's (d. h. also in den mittleren und südlichen Staaten der atlantischen Abdachung), und ausserdem in Ost-Asien (von China und Japan bis in die südlichen Amurlandschaften sich in einzelnen Sippen hereinerstreckend). Dagegen hat man allen Grund, in den Sippen jenes nördlicheren Nordpolargürtels die Verwandten oder besser wohl Stammsippen der jetzt im nordischen Florenreich vorherrschenden und von da tief in die boreal-subtropischen Florenreiche hinein verbreiteten Pflanzengattungen und Arten anzusehen.

Nachdem nun zur Zeit des älteren Tertiärs in den heutigen Gebieten der borealen Floren die arkto-tertiäre Flora sich ausgebreitet und die eigentliche Tropenflora auf die südlich anstossenden Länder zurückgedrängt, resp. sich mit ihr unter Herausbildung neuer und eigenartiger Sippen (die jetzt in den boreal-subtropischen Florenreichen Endemismen bilden) vermischt hatte, folgte dann das jüngere Tertiär und die Eiszeit mit ihrem zweiten Hauptstoss. Die Pflanzen des nördlichen Polargürtels breiteten sich südlich aus, und aus ihm heraus entwickelten sich neue Sippen, zumal die Stauden jener schon in anderen Formen vorhandenen Ordnungen, welche jetzt die arktische Vegetation fast allein ausmachen, welche damals ihre älteren Stammesverwandten aus den kälteren Klimaten des arkto-tertiären Florenreiches verdrängt und deren Verbindung nach Norden hin abgeschnitten haben, so dass, nachdem durch anderweite geologische und klimatische Umbildungen die Wüstenflächen Central-Asiens sich als Sperre zwischen den Osten und Westen der Alten Welt eingeschoben hatten, die Mittelmeerländer mit dem Orient, China und Japan, endlich Nord-Amerika in mittleren Breiten, von einander isolirt waren und als Einzelstücke der zersprengten arkto-tertiären Flora sich in Gestalt einzelner selbständiger Florenreiche weiter entwickelten, während die nördlichen Gebiete in Europa, Asien und Amerika von den jung-tertiären Genossenschaften mit ihrer letzten Arealveränderung während und nach der Eiszeit besetzt wurden. Dadurch waren diese letztgenannten Länder zu einem einheitlichen Florenreich, dem »nordischen«, umgeprägt, in welchem gar keine tropischen Vertreter mehr enthalten sind. Diese fehlen auch in dem mittel-asiatischen Florenreich aus ähnlichen, aber doch wiederum verschiedenen klimatischen Entwicklungsursachen; Mittel-Asien aber ist so sehr ein Umbildungsgebiet der Länder des Orients, dass seine Trennung von diesen nur sehr schwierig in der Praxis durchführbar ist.

Zahlreiche geologische Thatsachen und noch viel mehr gerade für diese im weiten Umfang genannten Länder aufgefundene pflanzengeographische Thatsachen erläutern die hier nur kurz skizzirte Entwicklung, welcher der erste Band des oft genannten Werkes von ENGLER in seinen leitenden Gedanken gewidmet ist. Die Flora muss schon seit der jüngeren Kreide diesen Anlauf genommen

---

[1]) Vergl. PENCK's Schilderung in den Verhandl. d. 5. deutschen Geographentages; Berlin 1885. Referat in Geograph. Mittheilungen, Gotha 1885, Literaturber. No. 4.

haben, da LESQUEREUX die wesentlichsten Sippen der gegenwärtigen boreal-subtropischen Bäume in den nordamerikanischen Kreide- und dann in erhöhtem Maasse in den älteren Tertiärschichten gefunden hat[1]); auch die europäische Miocenflora stimmt, wie eben hervorgehoben, mit jener und mit der gegenwärtig im mittleren Nord-Amerika herrschenden Flora viel inniger überein, als mit der jetzt im mittleren Europa herrschenden Vegetation, was seit lange zu der Vermuthung geführt hat, dass in Mittel-Europa die durch die Eiszeit bis südlich der Pyrenäen- und Alpenkette zurückgedrängten arkto-tertiären Vertreter auch im milderen postglacialen Klima keine sie zurückführenden Wanderungslinien gefunden haben, während sie in Nord-Amerika in den zwischen den Gebirgen breit vom Süden nach Norden geöffneten Thalzügen haben zurückkehren können. In China und Japan besteht ein inniges Gemisch der arkto-tertiären und der jugendlicheren boreal-quaternären Flora, welche letztere die nördlichen Inseln Japans und die Gebirgszüge der südlicher gelegenen einnimmt; die arkto-tertiären Vertreter zeigen aber die grösste Verwandtschaft unter allen anderen jetzt lebenden Floren mit den im östlichen Theile des mittleren Nord-Amerika's lebenden, eine sehr viel geringere mit den an der amerikanischen Westküste (in Kalifornien, Oregon etc.) lebenden Sippen von derselben Entwicklungsstufe. Es ist daher an den Ostküsten beider Continentalmassen der alte floristische Miocencharakter am besten erhalten geblieben und in neuen Repräsentativ-Sippen ausgeprägt. Andererseits geht von Japan durch China hindurch ein starker verwandtschaftlicher Zug zum Himalaya, in dessen Mitte in der Region, welche nicht tropisch und nicht arktisch-hochalpin ist, die besonderen Vertreter Ost-Asiens und des Orients zusammenstossen und dadurch Ost-Asien mit den Mittelmeerländern verbinden. So sind einzelne Arten in Nord-Amerika, Japan und im östlichen Himalaya gemeinsam verbreitet, wenige andere Arten vom arkto-tertiären Typus aber — darunter die edle Kastanie — sind auch im atlantischen Nord-Amerika und in den Mittelmeerländern gemeinsam zu Hause, ohne dass eine directe Wanderung über den Atlantischen Ocean hinweg innerhalb der jüngsten Florenentwicklung irgendwie annehmbar wäre. Ueberdies treten solche gemeinsame Arten mit disjunctem Areal in der Regel in repräsentativen Varietäten auf. Die Zahl der repräsentativen Arten (z. B. bei *Liquidambar*, *Platanus*, *Juglans*) und besonders Gattungen ist in den drei subtropischen Florenreichen, welche allein zur Weiterentwickelung des arkto-tertiären Florenelementes geeignet waren, natürlich eine sehr viel grössere, als die der gemeinsamen. —

Die boreal-subtropischen Länder sowohl als die boreal-arktischen sind hinsichtlich ihrer Scheidungen nach Florenreichen das lehrreichste Beispiel dafür, wie das Klima in seiner den geologischen Umformungen der Erdrinde und kosmischen Ursachen folgenden Differenzirung seit dem Miocen an der Trennung eines grossen Ländercomplexes mit wahrscheinlich einstens gleichmässiger Flora in einzelne Umbildungscentren gearbeitet hat und Grenzen aufbaute, welche in manchen Ländern recht scharf ausgeprägt, in anderen dagegen ziemlich verschwommen sind; ob das eine oder andere der Fall ist, hängt von der orographischen Beschaffenheit ab.

10. Mediterran-orientalisches Florenreich. — In der Alten Welt wird der westliche Theil des boreal-subtropischen Ländercomplexes mit seiner alten arkto-tertiären Flora von diesem Florenreich in einem breiten Zuge eingenommen,

[1]) Vergl. die speciellen Literaturnachweise in DYER's Lecture on Plant Distribution, a. a. O. pag. 13.

der mit den atlantischen Inseln im Westen beginnt, mit den Bergwäldern des westlichen Himalaya in seiner gemässigt-warmen Zone in Nepal endet und dort, in einer allmählichen Mischung, in die mit dem ostasiatischen Florenreich zusammenhängenden Bergwälder des östlichen Himalaya übergeht. Diese Länderausdehnung von West zu Ost, die sich in der Breite hauptsächlich zwischen 30° und 40° n. Br. bewegt, ist eine so bedeutende, dabei der Charakter dieses Florenreichs ein so reicher an den verschiedensten von West nach Ost sich ablösenden Gattungen und Arten (welche letztern oft auf enge Areale beschränkt sind), dass die Flora der Canaren und die der Bergwälder im westlichen Himalaya nur noch wenig auffällige Gemeinsamkeiten bieten, dass die Eichenwälder Spaniens und des Himalayas aus ganz anderen Arten bestehen, dass überhaupt die Zerlegung dieses Florenreiches in einzelne von West nach Ost aufeinander folgende Gebiete mit sehr starken systematischen Charakteren eine zwingende Nothwendigkeit wird. Seine Westgrenzen liegen im Atlantischen Ocean; seine Nordgrenzen werden in ziemlich natürlicher Weise durch eine fortgesetzte Kette von Gebirgssystemen gebildet, welche die Pyrenäen, die Alpen, die Gebirge der Balkanhalbinsel südlich des 43° und 42° n. Br., und den Kaukasus als Grenzwälle gegen das nordische Florenreich haben, während die vom Südrande des Caspischen Meeres durch Turan zum Pamir-Plateau laufenden Gebirgsketten und der Kamm des Himalaya eine weniger natürliche Grenze gegen das centralasiatische Florenreich bilden; die Ostgrenze bildet die schmale Berührungsfläche mit den Wäldern des östlichen Himalaya und hernach die indische Wüste; die Südgrenze kann nur in einer höchst schematischen Weise durch eine Arabien und die Sahara theilende, um den nördlichen Wendekreis hin- und herbiegende Linie gebildet werden, welche als Symbol für die sich hier begegnenden boreal-subtropischen Formen, die Tamarisken, Traganthsträucher, Pistacien, Umbellaten und Cruciferen dieses Florenreichs, mit den tropisch-afrikanischen Acacien, Salvadoren, hochstämmigen Palmen gilt.

Eine üppig ausgeprägte mediterrane Flora findet sich in Nord-Afrika nur nahe der Mittelmeerküste selbst, eine richtige tropisch-afrikanische Flora erst wieder im südlichen Arabien und — von einzelnen Oasen abgesehen — ebenso am Südrande der Sahara; die zwischenliegenden weiten, vielfach wüsten Länderstrecken stellen durch die sie besiedelnden xerophilen Vegetationsformen ohne blätterreichen Baum- und Strauchwuchs eine biologisch-physiognomische Einheit dar: aber dieselbe hängt floristisch, d. h. in der systematischen Verwandtschaft der sie bildenden Arten, theils mit dem mediterran-orientalischen, theils mit dem tropisch-afrikanischen Florenreich zusammen, welche beide die Wüstenbevölkerung gebildet haben.

Der systematische Charakter des ganzen Florenreichs der Mittelmeerländer und des Orients enthält von eigenen, der noch älteren Tropenflora entstammenden Sippen nicht sehr viele. Von Palmen sind es einige Gattungen der Sabaleen, ein *Chamaerops* und seine Verwandten in Afghanistan und dem westlichen Himalaya, ausserdem wohl auch sicher *Phoenix dactylifera*. Ueber die Heimat der Dattel sind allerdings verschiedene Ansichten laut geworden, aber bei den zahlreichen Funden fossiler Dattelblätter im Tertiär Süd-Europa's und bei der Hinzurechnung des nördlichen Arabiens zu diesem 10. Florenreich darf man die Dattel als Art doch wohl mit dem grösseren Rechte als hier entstanden betrachten, obwohl die Gattung im übrigen tropisch-afrikanisch und indisch ist. Von Lauraceen und Myrtaceen sind nur zwei oder eine Art der namengebenden Gattungen hier

entwickelt, diese aber weit verbreitet. Die baumartigen Leguminosen sind höchst spärlich vorhanden (*Acacia Julibrissin, Gleditschia caspia* im Orient.) Von den nicht tropischen Ordnungen sind die Resedaceen, Cistaceen und Dipsaceen solche, die in diesem Florenreich mit bemerkenswerther Reichhaltigkeit zwischen den oben genannten vielen gemeinsamen Ordnungen der ganzen borealen Länder auftreten.

Nachdem 1. die nördliche Sahara mit dem nördlichen Arabien als ein dieses Florenreich zu dem tropischen Afrika überführendes Gebiet abgetrennt wurde, bleiben 3 oder 5 (je nach weiterer oder engerer Umgrenzung) von Westen nach Osten auf einander folgende Gebiete nördlich von diesem ersten übrig. Will man die geringste Zahl unterscheiden, so müssen die Canaren und Azoren unter dem Namen 2. Makronesien als westlichstes Gebiet abgetrennt werden, worauf die um das Mittelmeerbecken von Spanien bis Kleinasien liegenden Länder als neues Gebiet: 3. »atlantisch-mediterrane Küstenländer« folgen, und endlich das innere Kleinasien mit Persien und den bis zum westlichen Himalaya sich anschliessenden Ländern des Orients als letztes Gebiet: 4. »Südwest-Asien« den Schluss macht. Man kann aber auch mit anderen Autoren, unter ihnen in neuerer Zeit besonders Willkomm, von dem dritten Gebiet das nordwestliche Afrika, also Marokko nebst Algier und Tunis bis zum Atlasgebirge, und ausserdem das südlichste Spanien und Portugal unter dem Namen »Atlantisches Gebiet« abtrennen, weil in ihm eine ziemlich gleichmässige und von den übrigen Mittelmeerländern abgesonderte Verbreitungsweise von Charaktersippen stattgefunden hat. Ebenso würde noch im äussersten Osten des Florenreichs der westliche Himalaya mit den sich ihm zunächst anschliessenden Gebirgszügen Afghanistans zur Bildung eines sechsten Gebietes berechtigt sein. — Damit sind aber nur die allseitig strahlenden Gebiete stärkster Entfaltung eigener Arten umgrenzt, denn viele kleine Inseln, Bergketten oder Hochplateaus sind geradezu berühmt durch eine grössere Zahl auf sie beschränkter Arten, so dass dies Florenreich eine grosse Menge von kleinen Arealen aufzuweisen hat und seine Gebiete in eine Mehrzahl reicher Bezirke zerfallen.

11. Innerasiatisches Florenreich. — Eng angeschlossen an das vorige und am innigsten demselben verwandt ist dieses Florenreich das einzige, welches nirgends ein Weltmeergebiet berührt. Fast ganz allein nimmt es jene grosse, vom Kaspi-, Aral- und Balchasch-See bis zu den Grenzgebirgen gegen die Japanische See ausgedehnte regenarme Binnenlandmasse ein, welche in gleicher unterbrechungsloser Fläche auf der Erde nicht wiederkehrt und nur von den Binnengebieten Nord-Afrika's und Arabiens zusammen genommen wieder erreicht wird.[1]) Durch seine klimatischen Eigenschaften, durch seinen geographischen Charakter, steht es mit den eben genannten afrikanisch-arabischen Ländergebieten und allen kleineren Steppenländern des Mittelmeeres und Orients in so nahen Beziehungen, dass es schwierig ist, dieselben von einander floristisch zu scheiden in dem Rahmen, in welchem sich Florenreiche zu scheiden pflegen. Es liegt die Möglichkeit, welche bei eingehender Prüfung sich vielleicht richtig ausführen lassen könnte, vor, Inner-Asien mit Arabien und der Sahara — soweit beide letzteren nicht vom tropisch-afrikanischen Florenelement besetzt sind — zu einem einzigen Florenreich zu vereinigen und dieses dem vorigen, alsdann sehr verkleinerten mediterran-orientalischen Florenreiche gegen-

---

[1]) Vergl. die Karte in Berghaus' Physikal. Atlas 1886, II. Abtlg. No. I. (Blatt No. 16).

über zu stellen. Im oberen Quellgebiete des Euphrat und Tigris, in den kleinasiatischen, griechischen, ja sogar spanischen Steppen wären alsdann die reichen Vermischungsgebiete beider Florenreiche zu suchen, während die Wald- nnd Alpenvegetation des nordischen Florenreichs auf den Hochgebirgen zwischen beide eingedrungen ist. Rücksichten anderer Art sind einstweilen Veranlassung gewesen, die nördliche Sahara nicht zu diesem, sondern zu dem vorigen Florenreich zu bringen.

Dieses innerasiatische Florenreich, welches Waldlosigkeit zu seinem hervorragendsten Vegetationscharakter hat, zeichnet sich systematisch durch das Ueberwiegen von Salsolaceen, besonderen Gattungen der Polygoneen, durch eine unglaubliche Menge endemischer *Astragalus*-Arten mit einigen anderen strauchigen oder halbstrauchigen Phaseolaceen, durch Plumbagineen *(Acantholimon)*, durch endemische Asteraceen und Brassicaceen aus, welche nur an den Vermischungsstellen in die Nachbarflorenreiche austreten.

In der hier angenommenen Begrenzung, welche die Südwestgrenze des Florenreichs an die Südküste des Kaspi-Sees verlegt, zerfällt dasselbe in drei Gebiete: 1. Turkestan[1]), 2. Mongolei, und 3. Tibet, von denen das letztere Gebiet die höchsten centralasiatischen Plateaus zwischen Himalaya und Künlün einnimmt, während die beiden ersteren Gebiete die nordwestlich und nordöstlich angesetzten Flügel bilden.

12. Ostasiatisches Florenreich. — Dieses nimmt den Rest der borealen Subtropen in der Alten Welt ein, indem es sich von den Ostgrenzen Inner-Asiens dem Laufe seiner grossen, auf dessen Gebirgsscheiden entspringenden Flüsse folgend bis zum Stillen Ocean zwischen dem nördlichen Wendekreise und etwa 43° n. Br. ausbreitet und ausserdem die japanischen Inseln bis Sachalin im Norden mitumfasst, auf deren Gebirgen freilich die nordische Vegetation bei entsprechenden klimatischen Bedingungen sich ausgebreitet hat. Hainan und Formosa dagegen müssen in ihrer Küstenniederung zum indischen Florenreich gezogen werden, ebenso die chinesische Küste bei Canton und weiter südwärts, während die inneren Gebirgsgegenden von Yünnan und von da weiter westwärts zum östlichen Himalaya (bis zum Zusammenstoss mit den, dem orientalischen Florenreich zugerechneten Waldgebieten des westlichen Himalayas) im Süden und zu den an den Kuku-nor heranreichenden inneren Gebirgen im Norden sich ebenfalls diesem ostasiatischen Florenreich zugesellen und im Nordwesten in noch nicht gut bekannten Grenzen mit der centralasiatischen Steppenflora in Berührung und Vermischung treten.

Der systematische Charakter dieses Florenreichs zeichnet sich, abgesehen von den zahlreichen endemischen Gattungen der in allen borealen Subtropen vorherrschenden Ordnungen, durch starke Beimischungen selbstständiger Art aus Ordnungen aus, welche mehr zu der eigentlichen Tropenflora hinneigen und welche, wie oben auseinandergesetzt wurde (pag. 452), als erhalten gebliebene Reste aus der alten Miocenzeit zu betrachten sind. Denn da an Ost-Asiens Küste weder eine die alte Flora rasch und gewaltsam verdrängende plötzliche Umwälzung stattgehabt zu haben scheint, noch von West nach Ost laufende Gebirgsriegel eine starke Scheidung borealer und tropischer Sippen bewirken können, so folgen die Vegetationslinien der letzteren ziemlich dicht gedrängt vom nörd-

[1]) In den Florenreichen der Erde, a. a. O. pag. 55, ist Turkestan noch in zwei Gebiete: Aralo-Kaspien mit West Turkestan und Ost-Turkestan, zertheilt, was nicht genug begründet erscheint.

lichen Wendekreise bis zum 40° n. Br. aufeinander, ohne den auf selbstständigen Gattungen beruhenden Florencharakter von China und Japan zu unterbrechen. Unter den Ordnungen, welche durch alte und selbstständige Sippen arkto-tertiären Charakters (so weit wir denselben beurtheilen können), glänzen, sind von Monokotylen eigentlich nur wenige Palmen (immerhin mehr als im mediterran-orientalischen Florenreich) aus der Tribus Sabaleen zu nennen, vielleicht auch einige Araceen, Dioscoreaceen, Eriocaulaceen, wenn diese nicht vorgeschobene tropische Sippen sein sollten. Viel reichere Entfaltung eigenthümlicher Art zeigen, wie immer in den borealen Subtropen, die Dikotylen, von denen besonders zu nennen sind Loniceraceen, Oleaceen, Sapotaceen und Styracineen, Ericaceen mit Diapensiaceen, Cornaceen mit Araliaceen und Hamamelideen, Saxifrageen (Hydranginen, Philadelpheen!), Rosaceen in einigen ihrer Unterordnungen, dazu noch mehrere Vertreter der Myrtaceen und Melastomaceen als tropischer Ordnungen, baumartige Leguminosen, Terebinthinen, Sapindaceen, Camelliaceen, dann besonders von den untersten choripetalen Ordnungen Berberideen und Schizandreen, Magnoliaceen, Lardizabaleen, Menispermeen, und unter den monochlamydeischen Ordnungen ausser vielen Lauraceen und Calycanthus eine grössere Zahl Ulmaceen (Celtideen), Moraceen und Juglandeen aus den nicht zu den arktisch-borealen Sippen gehörigen Baumformen. Von den Coniferen kommen naturgemäss die arkto-tertiären Gattungen der wärmeren Klimate neben den arktisch-borealen der Gebirge vor; zu ersteren würde *Libocedrus, Salisburya Cryptomeria, Biota* u. a. zu rechnen sein. —

Nur in zwei verschiedene Gebiete mag vorläufig dieses Florenreich getheilt werden, von denen das eine: »Inneres China« sich über die Bergländer ostwärts vom innerasiatischen Florenreich erstreckt, das zweite: »Küstenländer der chinesischen und japanischen See« den breiten Strich des Hügellandes und der Niederung mit den Inseln einnimmt.

13. Florenreich vom mittleren Nord-Amerika. — Zwischen den zum nordischen Florenreich gehörigen Antheil Nord-Amerika's und dessen, mit den Küstenlandschaften Mexiko's und den Antillen beginnenden tropischen Gebieten liegt ein eigenes Florenreich vom allgemeinen Charakter der übrigen borealen Subtropen eingeschlossen, welches in gedrängterem Rahmen die Eigenschaften der drei soeben skizzirten subtropisch-borealen Florenreiche der östlichen Halbkugel wiederholt. Was sich aber dort auf den weiten Länder-Räumen mit weit entlegenen oceanischen Küsten und eingeschalteten ungeheuren Binnengebieten, zudem mit sogleich an diese Subtropen in breitester Ländermasse vom Cap Verde bis Canton angehängten südlichen Tropen, in grösster Mannigfaltigkeit hat entwickeln können und geographisch isolirt geblieben ist, musste in Nord-Amerika auf sehr viel engeren Räumen bei naher Berührung sich gemeinsam entwickeln, und so finden wir nur verschiedene, gut ausgesprochene Florengebiete an der Stelle in Nord-Amerika, wo sich in der Alten Welt fast ebensoviele Florenreiche entwickelt haben. Das Florenreich vom mittleren Nord-Amerika erfüllt den Continent ungefähr zwischen 28° und 40° nördl. Br. an der pacifischen und atlantischen Küste, während es das Innere des Continents von den mexikanischen Hochlanden unter dem nördlichen Wendekreise bis zum Saskatchawan in Canada ausfüllt; doch dringen auf den Rocky Mountains und Alleghanies die Repräsentanten des nordischen Florenreichs tief in dasselbe hinein.

Sein systematischer Charakter ist etwa so aufzufassen, dass an der atlantischen

Seite, also von Virginien bis Florida[1]) und landeinwärts etwa bis zum Mississippi, die vorhin unter Ost-Asien genannten Ordnungen vom miocenen Florencharakter als besonders auszeichnende Repräsentanten mit anderen Gattungen oder wenigstens Arten sich dem gewöhnlichen boreal-subtropischen Florencharakter beigemischt finden, naturgemäss mit vielerlei Veränderungen wie durch Hervortreten neuer baumartiger Leguminosen, auch unter Hinzutritt der Ordnung Sarraceniaceen.

In Analogie etwa mit den Ländern des Orients von Persien bis Turkestan, andererseits auch mit Tibet und der Mongolei, schaltet sich dann ein breiter Land-Gürtel westwärts vom Mississippi bis zum Westhange des Haupt-Cordillerenzuges mit der Sierra Nevada ein, dessen zumal im Süden reiche Flora vom mexikanischen Hochplateau bis zu den nördlichsten Prairien am Saskatchawan aus trocknere Klimate liebenden, strauchigen oder steppenartig wachsenden Pflanzen sich hauptsächlich zusammensetzt. Hier erreichen die Asteraceen (Trib. Heliantheen, Astereen, Inuleen u. a.) ihre grösste Fülle; während Ericaceen, Styraceen, Sapotaceen und ähnliche Ordnungen des Ostens zurücktreten, sind Hydrophylleen, Polemoniaceen und Scrophulariaceen von den Gamopetalen sehr häufig, von den Choripetalen Jussieuaceen, *Ribes*, *Astragalus*-Arten, Caesalpiniaceen und Mimosaceen in einer für die borealen Subtropen seltenen Mannigfaltigkeit, dazu einige Zygophylleen *(Larrea!)*, viele Malvaceen und Cruciferen, neben anderen Caryophyllinen besonders viele Nyctagineen und Salsolaceen, endlich noch die merkwürdige Unterordnung Eriogoneen aus der Ordnung der Polygoneen. Auch von den Monokotylen sind mit *Dasylirion* (Xerotideen, Juncaceen) und *Agave* (Amaryllideen) neben den gemeinsamen boreal-subtropischen Ordnungen einige Besonderheiten anzuführen; die Palmen (Tribus Sabaleen) sind zwar in den Küstengebieten mit neuen, eigenen Gattungen reicher, haben aber auch in Arizona noch endemische Repräsentanten.

Endlich bleibt noch mit Californien ein neues Küstengebiet am pacifischen Ocean übrig, welches also, wenn der begonnene Vergleich weiter durchgeführt werden soll, dem mediterranen Küstengebiet auf der östlichen Halbkugel entspräche; sein systematischer Charakter ist gemischt aus den Ordnungen des ersten und zweiten (mexikanischen) Florenelementes; in einigen Gattungen (z. B. Conifere *Libocedrus)* zeigt es mehr Verwandtschaft zu Ost-Asiens Flora als die atlantischen Südstaaten, in dem Reichthum an endemischen Coniferen *(Sequoia! Torreya, Chamaecyparis)* zeigt es selbständige Entwicklungen ähnlichen Charakters wie Japan, in vielen anderen Endemismen die Verwandtschaft mit Mexiko.[2])

Die Gebietseintheilung dieses Florenreiches in 1. Californien für die pacifische Küste, 2. Montana und 3. Texas=Nord-Mexiko für die nördlichen und südlichen, den Felsengebirgen ein- und angelagerten inneren Steppen oder Prairien, endlich 4. Virginien für die atlantische Küste, ist nach dem Gesagten einleuchtend.

14. Nordisches Florenreich. — Die ganze Ländermasse von Europa, Asien und Nord-Amerika, welche die vier geschilderten boreal-subtropischen Florenreiche über ihrer Nordgrenze noch übrig lassen, wird bis zu den äussersten arktischen Gebieten von dem nordischen Florenreich eingenommen, welches sich allein von allen über ausgedehnte Festlandsgebiete beider Hemisphären erstreckt.

---

[1]) Die Südspitze dieser Halbinsel scheint sich mit einer gemischten Flora am innigsten an das Antillengebiet anzuschliessen.

[2]) Einen kurzen Auszug des interessanten californischen Florencharakters siehe im Geograph. Jahrbuch, Bd. IX. pag. 183 bis 184, Gotha 1882.

Es gehören dazu also Mittel- und Nord-Europa vom südwestlichen Frankreich und den Balkanländern im Südosten an nordwärts, Sibirien mit den Amurlandschaften, Kamtschatka und Tschuktschen-Land, Alaska und Canada nebst kleineren Theilen der nördlichen Vereinigten Staaten (südlich der grossen Seen und an den Alleghaniens), Grönland und die übrigen hocharktischen Inseln.

In diesem Florenreich herrschen die Ordnungen mit denjenigen Gattungen, welche, in der jüngeren Tertiärzeit im hohen Norden entstanden, bei kälter werdendem Klima die Plätze aller direct von der Tropenflora abstammenden Sippen einnehmen mussten, und welche selbst wahrscheinlich als abgeleitete jüngere Glieder jener alten Miocenflora zu betrachten sind, welche fossil auch in Europa reichlich beobachtet und lebend in dem ost-asiatischen Florenreich und dem des mittleren Nord-Amerika's noch jetzt erhalten ist. Zugleich hat dieses Florenreich durch den starken Temperaturausschlag seines Klima's eigenthümliche biologische Züge erhalten, welche sich fast mehr der Beobachtung aufdrängen als seine systematischen Charaktere: immergrün sind von Bäumen nur die meisten Coniferen, während die Laubbäume und einzelne Nadelhölzer vor Beginn der kalten Jahreszeit ihre Blätter abwerfen, ebenso die Stauden irgendwelche Einrichtungen zum frostsicheren Perenniren treffen.

Das Register der deutschen Flora enthält, da Deutschland auf seinen Hochgebirgen auch Bürger des hohen Nordens angesiedelt zeigt, mit wenigen Ausnahmen *(Diapensia)* alle Charakterordnungen und die Hauptmasse von Charaktergattungen dieses Florenreichs. Daneben allerdings auch noch andere, welche theils mediterran-orientalisch, theils innerasiatischen Ursprungs sind, und durch die Vermischungszüge auf offenen Wanderlinien sich zwischen das arktisch-boreale Element (wie wir das dem nordischen Florenreich in seiner jetzigen Gestalt eigenthümliche im Gegensatz zu dem älteren arkto-tertiären Florenelemente nennen) eingeschoben haben. Umgekehrt ist dieses arktisch-boreale Element auch weit südwärts auf die Hochgebirge Süd-Europa's und des nordwestlichen Afrika's, auf die des Orients, Inner-Asiens und Ost-Asiens, ebenso wie auf die Nord-Amerika's verbreitet und überschreitet an einigen wenigen Stellen in einzelnen Ausläufern den Aequator, hat auch im antarktischen Florenreiche in meistens dort endemischen Arten einiger Gattungen neue Wohnplätze, gewissermaassen eine zweite Heimat, gefunden.

Die pflanzengeographische Analyse muss die in demselben Lande gemischt sich findenden Florenelemente von einander sondern und hat daher in den südlicheren Gebietstheilen des nordischen Florenreichs die Einwanderer oder die von älteren Zeiten stammenden Reste der anstossenden boreal-subtropischen Gebiete getrennt zu erhalten. So weisen z. B. *Helianthemum*, *Dipsacus*, *Reseda*, *Ulex*, *Genista* und viele andere Phaseolaceen in der deutschen Flora auf das benachbarte Mediterrangebiet hin, mit dem Central-Europa ursprünglich die Florenentwicklung theilte; die ostasiatischen Sippen finden sich noch weit nordwärts in den Amurlandschaften; die Robinien und Lupinen im südlichen Canada gehören zu den Elementen des mittleren Florenreiches von Nord-Amerika. Insofern sind die südlichen Bezirke des nordischen Florenreichs in der angegebenen Begrenzung arge Mischlingsfloren und nur nach ihrem durchschnittlichen Hauptcharakter demselben mit Recht zugehörig; ein kleines Gebirge mit etwas rauherem Klima, wie z. B. in Deutschland der Harz, zeigt viel schärfer den wahren Charakter des nordischen Florenreichs, da auf ihm die älteren Sippen völlig verdrängt und auch nach der — in Europa und Nord-Amerika für die Vertheilung

der Plätze in der letzten Periode maassgebend gewesenen — Eiszeit nicht wieder erschienen waren.

Es kann zweckmässig erscheinen, diejenigen Gebiete zusammenzufassen, welche das jüngere arktisch-boreale Florenelement rein und fast unvermischt enthalten. Dieses Princip hat ENGLER's Eintheilung der Erde in Florengebiete (und -Provinzen), a. a. O. Bd. II, pag. 334 mit Karte, mit grossem Glücke angewendet, indem sie zwei circumpolare Gebiete schuf: ein arktisches, und ein subarktisches Coniferengebiet. Das letztere umfasst in Europa Skandinavien (ausser Süd-Schweden), Finnland, Nord-Russland, in Asien Sibirien und die Gebiete am Ochotskischen Meere, soweit sie bewaldet sind, in Nord-Amerika das bewaldete Gebiet des Yukon und Mackenzie, Labrador und das Mündungsgebiet des St. Lorenzstromes. Mittel-Europa bildet unter diesen Umständen ein eigenes Gebiet zusammen mit Aralo-Caspien; ebenso die übrigen südlich an das subarktische Coniferengebiet angrenzenden Länder mit noch nicht subtropischer Flora. — Dieses Verfahren ist für viele Zwecke äusserst nützlich; aber wenn es sich darum handelt, nach den Hauptscheidungen der systematischen Sippen die Flora in eine Anzahl möglichst gleichwerthiger Theile, von denen alle selbständigen Charakter haben, zu theilen, so müssen die Mischlingsgebiete nach ihrer tonangebenden Flora dennoch einem Florenreiche zuertheilt werden. Und dieses ist für Mittel-Europa in diesem Falle unzweifelhaft das nordische; der Unterschied im Systemkatalog beispielsweise zwischen Deutschland und Süd-Spanien ist ganz erheblich grösser als der zwischen Deutschland und Finnland oder Norwegen. Nur darf man nicht annehmen, dass die auf das mediterran-orientalische Florenreich hinweisenden Sippen der deutschen Flora, wie *Helianthemum, Genista* etc., lauter Einwanderer aus dem Süden wären: sie können in Mittel-Europa selbst sehr wohl ihre Heimat und ihren Ursprung als Arten gehabt haben, gehören aber zu demselben Stamme, der für das mediterrane Florenreich in reicherer Entwicklung ein Charakterzug seit alter Zeit gewesen und auch jetzt geblieben ist; und das heisst hier »pflanzengeographische Zusammengehörigkeit«, oder »geographische Verwandtschaft.«

Die Gebiete des nordischen Florenreiches, in dem sich ausserhalb grosser Gebirge nur selten beschränkte Areale befinden, gliedern sich leicht nach den beigemischten borealsubtropischen Florenelementen, die zugleich ein Signal für verschiedenartige Artenentwicklung derselben Charaktergattungen gewesen sind. Das 1. Gebiet: Mittel-Europa, hat die reichste Küstenentwicklung mit »atlantischen« Arten; das 2. Gebiet: »osteuropäische Steppen« ist ein inniges Gemisch ächt borealer Sippen mit denen des innerasiatischen Florenreichs und hat vielen europäischen Wiesen- und Angerpflanzen den Ursprung verliehen; 3. Mittel-Sibirien hat eine ärmere Waldflora; 4. die ochotskischen Küstenländer enthalten Sippen des ostasiatischen Florenreichs; 5. Columbien solche des californischen Gebietes und der westlichen Rocky Mountains; 6. Saskatchawan und Canada enthalten Sippen aus den nördlichen Prairien und dem virginischen Gebiet. Ungefähr nördlich der Waldgrenze in diesen Gebieten schliesst sich dann endlich 7. das arktische Gebiet mit einer rein arktisch-borealen Flora an, welche aber zahlreiche alpine Ursprungssippen aus den südlicheren Hochgebirgen enthält, mit denen es im gegenseitigen Austausch stand.

II. Abschnitt.

Die gegenwärtige Vertheilung der Ordnungen des Systems in den Florenreichen.

Da der Charakter der Florenreiche sich auf die Vertheilung der systematischen Pflanzensippen stützt, da ein jedes Florenreich sich durch das Ueberwiegen gewisser Ordnungen und durch den alleinigen Besitz vieler, oft artenreicher Gattungen von diesen Ordnungen auszeichnet, so muss die Eintheilung der Erde in eine

Anzahl möglichst gleichmässig abgegrenzter Florenreiche auch ihre Rückwirkung auf präcise Bezeichnungsweise der Verbreitung der Ordnungen selbst ausüben; anstatt diese oder jene Länder aufzuzählen, über welche sich diese oder jene Ordnung erstreckt, soll sogleich deren Areal durch die Angabe der für sie maassgebenden Florenreiche charakterisirt werden, was allerdings in noch viel höherem Masse für die einzelnen Gattungen des Systems Gültigkeit und Werth hat. Für die Ordnungen nämlich kann man sich nur allgemeiner Hinweise bedienen, weil die Mehrzahl von ihnen gemeinsam in einer ganzen Florenreichsgruppe enthalten ist, und weil sogar viele der grössesten in fast allen Land- und Insel-Florenreichen vorkommen; letztere pflegen dann allerdings in dem Besitze der Tribus und Gattungen solcher ubiquitärer Ordnungen weit von einander abzuweichen.

Versuchen wir hier nun einmal eine kurze Zusammenfassung der Ordnungen nach ihrer Verbreitung, entweder in allen Florenreichen oder nur in einer bestimmten Gruppe, und bedienen wir uns zur kurzen Angabe der Heimat dabei der Eintheilung der Erde in die tropische, australe und boreale Florenreichsgruppe und, wo es nöthig werden sollte, in die drei, unter Afrika, Asien und Amerika zusammenzufassenden Festlands- und Inselmassen. Diese letztere Eintheilung verliert natürlich ihren Werth für alle Ordnungen des »Nordischen Florenreichs (No. 14),« da dieses sich von Mittel-Europa (welches unter dem hier anzuwendenden Gesichtspunkte als nördliche Fortsetzung von Afrika zu gelten hätte,) durch Sibirien nach Canada erstreckt und also alle drei Continentalmassen in ihren Nordspitzen vereinigt. Aber für die anderen Florenreiche hat diese Dreitheilung praktische Bedeutung, indem die Florenreiche 10. »Mittelmeerländer und Orient«, 1. »Tropisches Afrika«, 2. »Ostafrikanische Inseln«, und 5. »Südafrika« das afrikanische Erddrittheil zusammensetzen, ferner die Florenreiche 11. »Inner-Asien«, 12. »Ost-Asien«, 3. »Indien« (im Florenreichssinne erweitert), 6. »Austral-asien« und 8. »Neu-Seeland« das asiatische Erddrittheil, und endlich die Florenreiche 13. »Mittleres Nord-Amerika«, 4. »Tropisches Amerika« und 5. »Andines Florenreich« das amerikanische Erddrittheil. Nur das antarktische Florenreich, obgleich in erster Linie an das andine angeschlossen, bleibt am besten wie das boreale aus dieser Continentalgliederung heraus, weil es zum mindesten nach Neu-Seeland und Südost-Australien vollwichtig herübergreift und sich circumpolarem Charakter nähert.

Als kurze Bezeichnungsweise für diese grossen Erdgruppen empfiehlt sich *tr.* für die tropische, *al.* für die australe, und *br.* für die boreale Florenreichsgruppe in jener Begrenzung, wie sie im ersten Abschnitte angegeben worden ist, aber mit Sonderung der Uebergangsgebiete in Bezug auf ihre zusammengemischten Haupt-Florenelemente. Für die Continental-Dreitheilung empfehlen sich die Zeichen *Afr.* *As.* und *Am.* für die eben genannten drei subtropisch-tropischen Ländermassen.

In ähnlicher Weise habe ich früher schon in den »Florenreichen,« Geogr. Mittlgn. a. a. O. pag. 55 und flgd., eine Gliederung der Ordnungen in allgemein verbreitete, boreale, tropische und australe, für Afrika oder Asien oder Amerika charakteristische, versucht, um die Methode der Eintheilung der Erde in Florenreiche auf die Hauptsystemgruppen gestützt daran zu erläutern, obwohl weder dort noch hier ein ausführlicher Charakter für die einzelnen Florenreiche gegeben werden konnte, weil dazu ein Eingehen in die Tribus und Gattungen erforderlich ist.

Hier handelt es sich aber um eine Vergleichung aller Ordnungen in der oben erfolgten systematischen Abtrennung, auch der monotypischen (wie z. B. *Batideae* u. a.), welche nicht als blosse anomale Gattungen an andere Ordnungen angeschlossen werden können, und welche für

den vergleichenden Systematiker auch in geographischer Hinsicht sehr beachtenswerth sind, während die physikalische Geographie sich um sie nicht kümmert. Doch sind natürlich auch in pflanzengeographischer Hinsicht die Ordnungen von sehr verschiedener Bedeutung, indem sie einen sehr ungleichen Antheil an der Zusammenfügung der Vegetationsdecke nehmen. Um auch dieser Bedeutung Rechnung zu tragen, sollen die in dieser Hinsicht wichtigsten Ordnungen durch Fettschrift, die minder bedeutenden durch Sperrschrift, die unbedeutenden durch Cursivschrift von einander geschieden werden. Für die Bedeutung ist entscheidend der Formenreichthum und die, durch Geselligkeit bedingte Individuenmasse in den Vegetationsformationen der Gesammtflora der Erde. Die Aufzählung folgt für jede Kategorie von Ordnungen dem in dieser Abhandlung angewendeten Systeme, auf welches sich auch die vorgesetzte Zahl bezieht.

§ 1. Die allgemein in der tropischen, australen und borealen Florenreichsgruppe[1]) aller Continentalmassen verbreiteten Ordnungen.

Die »allgemeine« Verbreitung stuft sich auch hier noch verschiedenartig ab, indem es Ordnungen giebt, welche wirklich sowohl *tr.* als *al.* als auch *br.* sind, in so fern als sie in allen Florenreichsgruppen aller Continente selbstständige dort einheimische Repräsentanten haben, zugleich aber auch Ordnungen, welche in einer der drei Florenreichsgruppen völlig oder fast völlig fehlen und nur in zweien richtig und gleichmässig einheimisch genannt werden können. Meistens sind diese Ordnungen entweder tropisch und boreal-subtropisch, oder noch häufiger tropisch und zugleich austral.

Zeichnet sich eine Ordnung durch starkes Ueberwiegen in zwei Florenreichsgruppen gegenüber einer schwachen Vertretung in der dritten aus, so soll ihre schwache Vertretung durch das Zeichen ∾ ausgedrückt werden, oder, wenn dieselbe gar nur in selbständigen Arten einiger Gattungen der Hauptheimat in den anderen Florenreichen besteht, durch einen einfachen Strich —.

Dass für viele Ordnungen die Zutheilung zu dieser Kategorie oder zu einer der nächst folgenden, und ebenso die Signatur in dieser oder jener Weise mit einer gewissen, den systematischen Abgrenzungen gleichenden Willkür erfolgen muss, darf als selbstverständlich betrachtet werden.

I. Monocotyledone Ordnungen.

1. **Orchidineae**, zwar in allen drei Florengruppen stark und mit besonderen Repräsentanten vertreten, doch mit einem entschiedenen Ueberwiegen in den Tropen, wo die Hauptmasse der Arten in epiphytischer Lebensweise vorkommt.
2. Amaryllidineae, ihren grössten Formenreichthum in der australen Florengruppe von Afrika und Amerika entwickelnd.
11. Iridineae, grösster Formenreichthum *al.* (hier besonders in *Afr.*,) und *br.*!
17. Liliaceae, ebenfalls grösster Formenreichthum *al.* und *br.*
18. Smilacineae, die Verbreitungsweise der vorigen Ordnung theilend.
22. Xyridineae, überwiegend *tr.!* und nächstdem *al.*, aber auch *br.* in stärkerer Vertretung in *Am.*
27. **Cyperaceae**, von ungemein starker Verbreitung in allen Florenreichen: die *Cariceae*, ferner *Scirpus* und *Eriophorum br.*, die *Cypereae* überwiegend *tr.*, die *Cryptangieae tr. Am.*, die *Rhynchosporeae* überwiegend *al.* Die verhältnissmässig grösseste Wichtigkeit der Ordnung liegt in der borealen Florengruppe.
28. **Agrostidineae** (Gräser), von noch gleichmässigerer Verbreitung und noch

[1]) kürzer »Florengruppen« genannt.

stärkerer Mannigfaltigkeit in fast allen Florenreichen als die vorige Ordnung: *tr.* überwiegend die *Bambuseae (!), Paniceae, Chlorideae, Andropogineae, Oryzeae, Pappophoreae; al.* überwiegend *Andropogineae, Paniceae, Phalarideae, Agrosteae, Triticeae; br.* überwiegend *Agrosteae, Phalarideae, Aveneae, Festuceae, Triticeae.*

29. Juncaceae, überwiegend in der borealen Florengruppe, ausserdem besonders *al. Afr.* und im antarktischen Florenreich, in den Tropen ∞

35. **Araceae** überwiegend in allen Tropenfloren und auch nur für diese von hervorragender Wichtigkeit, aber auch *br.* stark vertreten sogar mit endemischen Arten noch im nordischen Florenreich (20 Arten im nordamerikanischen Waldgebiet, 10 Arten im mitteleuropäisch-ostasiatischen) und noch viel mehr endemischen Arten und Gattungen in den borealen Subtropen; dagegen *al.* ∞ in verhältnissmässig schwächerer Vertretung als im Norden, mit nur 8 Arten *al. Afr.*, 7 *al. As.*, 6 in Chile etc.; fehlt im antarktischen Florenreich. Demnach ist die Ordnung richtig als allgemein verbreitet zu bezeichnen, trotz des bedeutenden tropischen Uebergewichtes ihrer Sippen.

36. *Lemnaceae*, mit der den Wassergewächsen eigenthümlichen indifferenten Verbreitungsweise; ebenso die drei letzten monokotylen Ordnungen:

37. Najadineae (überwiegend *br.!*, einige Gattungen im oceanischen Florenreich).

38. Alismaceae,

39. Hydrocharidineae, (einige Gattungen im oceanischen Florenreich.)

II. Dikotyledone Ordnungen.

2. **Asteraceae**, wahrscheinlich auch noch nach Ausschluss der *Lactucaceae* (welche als hauptsächlich boreale Ordnung einer andern Kategorie angehören) mit ca. 10000 Arten die allergrösseste Ordnung des Pflanzenreichs. Zwar ist auch ihre Verbreitung nicht so allgemein, wie vielfach angenommen wird, da zumal die Tropenwälder in *tr. Am.* und *tr. As.* ausserordentlich arm an irgend welchen Compositen sind und in einzelnen australen Gebieten die Asteraceen weit hinter Rubiaceen zurücktreten; doch sind dann nahe gelegene Ländergebiete derselben Florengruppe wiederum sehr reich an eigenen Sippen, so dass diese Ordnung trotz der angeführten Beschränkung in diese Kategorie mit vollem Recht gehört. Von fast allgemeiner Verbreitung sind die Tribus *Astereae* und *Senecioneae (Senecio* selbst eine der grössesten und am weitesten verbreiteten Gattungen der Erde), überwiegend amerikanisch die *Eupatorieae, Heliantheae, Mutisieae*, überwiegend gerontogäisch die *Inuleae, Anthemideae* und *Cynareae (Centaurea* im mediterran-orientalischen Florenreich!).

3. *Ambrosiaceae*, kleine Ordnung überwiegend amerikanisch, in den Tropen ∞.

6. Valerianaceae, überwiegend *br!* und dort von gleichmässiger Verbreitung, in den Tropen von *Am.* und *As.* ∞, in der australen Florengruppe nur in *Am.* stark vertreten, in *Afr.* nur —

8. **Rubiaceae**, eine der hervorragendsten Ordnungen, in den Tropen überwiegend und dort in dem Waldbestande von grosser Wichtigkeit, ebenso in manchen australen Küsten- und Inselfloren; im nordischen Florenreich nur noch die Tribus *Galieae (Stellatae).*

9. Campanulaceae, überwiegend *br.*

10. Lobeliaceae, im nordischen Florenreich nur noch —.

17. Utriculariaceae, kleinere über die Erde zerstreute Ordnung.
19. Scrophulariaceae, grosse Ordnung mit grösstem Gewicht in der borealen, geringstem in der tropischen Florengruppe. Interessant durch Localisirung die kleine Tribus *Aptosimeae* in *Afr.*, die Mehrzahl daselbst *al.!*
21. Acanthaceae, unter den Ordnungen mittlerer Grösse für die Tropen von hervorragender Bedeutung, weniger in den anderen Gruppen.
24. Verbenaceae, wie vorige Ordnung, in den *br.* Gebieten nur ∞.
25. Salviaceae, überwiegend *br.!* in einzelnen (strauchigen) Sippen reich und ausschliesslich *al.!*, dagegen *tr.* ∞ und dort durch Ordnung 21 und 24 ersetzt.
26. Boragineae, überwiegend *br.!*
29. Convolvulaceae, überwiegend *tr.!*
31. Solanaceae, überwiegend sowohl *tr.* als *al.!*, mit sehr starker Verbreitung der Hauptgattung, *Solanum* selbst, in allen Florenreichen.
32. Gentianaceae, überwiegend *br.!*, dagegen *tr.* ∞.
33. Asclepiadineae, überwiegend sowohl *tr.* als *al.*; in letzterer Florengruppe besonders *Afr.*
36. *Jasminaceae*, wenig formenreiche Ordnung, im nordischen Florenreich fehlend.
37. Oleaceae, wichtige Ordnung (trotz geringeren Formenreichthums) durch viele in die immergrünen Gebüsche und Wälder eintretende Holzgewächse.
38. Plantagineae, Ordnung mit nur einer allgemein und weit verbreiteten Gattung (*Plantago*), am häufigsten *al. Am.*
47. **Ericaceae**, Ordnung aus Halbsträuchern oder höheren Gesträuchen bestehend, überwiegend *br.!* und hier im nordischen Florenreich selbst überwiegend, dann sehr formenreich *al. Afr.!*, dagegen *tr.* ∞.

---

50. *Cornaceae*, kleinere Ordnung von meist Gesträuchen.
51. Araliaceae, } beide Ordnungen von weiter Verbreitung, sich gegenseitig
52. **Apiaceae**, } an vielen Stellen derartig ergänzend, dass wo die eine häufig ist, die andere abnimmt. Ordn. 51 überwiegend *tr.!* und im nordischen Florenreich fast fehlend, Ordn. 52 dagegen überwiegend *br.!* und *tr.* ∞. Den zahlreichen borealen Sippen von 52 stehen weniger zahlreiche australe gegenüber, vergl. oben pag. 216—217.
56. Saxifragaceae, überwiegend *br.!* und *tr.* ∞, aber in der australen Gruppe wiederum in anderen Unterordnungen selbständigen Charakters vertreten; beim Eingehen auf dieselben würde die Ordnung aus dieser Kategorie zu streichen und die Untergruppen in solche beschränkter Verbreitung zu setzen sein.
59. Crassulaceae, überwiegend *br.!*, dann sehr häufig *al. Afr.!*, dagegen *tr.* ∞.
64. **Mimosaceae** } zusammen die *Leguminosae* bildend als Gruppe von
65. Caesalpiniaceae, } weitester Verbreitung und erster (die *Compositae* trotz
66. **Phaseolaceae**, } deren grösserer Artenzahl unzweifelhaft übertreffender) Bedeutung im Florenbilde der Erde. Nur die *Phaseolaceae* sind ganz allgemein verbreitet und sondern ihre Tribus so, dass die *Genisteae* überwiegend *br.* und *al.* (*Afr.*) sind, ebenso die *Trifolieae* und *Astragaleae*, *Podalyrieae*, dagegen die *Hedysareae* und auch *Galegeae* überwiegend *tr.* — Ordnung 64 und 65 bei weitem überwiegend *tr.!* in allen Florenreichen, ausserdem in Hinsicht auf die zu Ordn. 64 gehörige Gattung *Acacia* noch stärker vertreten *al.!* und hier wieder hervorragend im australischen Floren-

reich; diese Ordnungen sind *br.* ∞ und betreten das nordische Florenreich wie das antarktische nur in vorgeschobenen Ausläufern.

67. Lythraceae, überwiegend *tr.!*

69. **Myrtaceae**, bedeutende Ordnung von Holzgewächsen für den Tropenwald, und von noch verhältnissmässig grösserer Bedeutung für das australasische Florenreich; auch sonst *al.* gut vertreten und bis in das antarktische Florenreich gehend, aber mit einer in *Am.* und *Afr.* im Vergleich zu den dortigen Tropenreichen geringen Formentfaltung; im Norden abnehmend und also *br.* ∞ oder *br.* —, in das nordische Florenreich selbst nicht eintretend.

71. Jussiaeaceae, Ordnung von ziemlich gleichförmiger Verbreitung, doch wohl am stärksten *br. Am.!* und am schwächsten *tr.*

77. Passifloraceae, überwiegend *tr.!*, *br.* fehlend oder —, daher nicht völlig in diese Verbreitungskategorie gehörend.

81. Cucurbitaceae, überwiegend *tr.!* bei weitem am mannigfaltigsten und artenreichsten, oft von grosser Wichtigkeit; *br.* ∞.

83. *Halorагidineae*, zerstreut über die Erde.

86. Thymelaeaceae, überwiegend *al.*, und hier besonders *al. As.!*

---

91. Ilicineae, überwiegend *br.* und *al.*, in *tr. Am.* ∞, nirgends von hervorragender Wichtigkeit.

94. Celastraceae, überwiegend in den *br.* und *al.* Subtropen.

95. Rhamnaceae, in trockneren Subtropen vielfach Gesträuche bildend.

96. Vitideae, überwiegend *tr.!*, dagegen *br.* ∞.

97. Sapindaceae, überwiegend *tr.!* und zwar mit den *Sapindinae* auf die Tropen (besonders *Am.!*) fast ausschliesslich beschränkt, während die übrigen 4 Unterordnungen (vergl. pag. 390) theils *br.* theils *al.* sind und Antheil nehmen an der Zusammensetzung der borealen Wälder.

102. Zygophyllaceae, zerstreut, aber im nordischen Florenreich ganz fehlend.

104. Connaraceae, überwiegend *tr.!*; *br.* —.

107. **Anacardiaceae**, überwiegend *tr.!*, ausserdem stark vertreten *al. Afr.!*, sonst in vielen Repräsentanten zerstreut, das nordische und antarktische Florenreich kaum berührend.

110. **Euphorbiaceae**, sehr grosse und formenreiche, überwiegend *tr.!* Ordnung, von allgemeinerer Verbreitung die sections- und artenreiche Gattung *Euphorbia* (diese auch allein für die *br.!* wichtig) selbst; in den Tropen die Tribus *Phyllantheae*, *Galearieae*, *Crotoneae*; *al.* besonders die *Stenolobieae* (*As.!*), und die *Crotoneae*, seltener *Euphorbieae*.

115. *Phytolaccaceae*, am meisten *tr.* oder *al.*, dagegen *br.* ∞.

119. **Salsolaceae**, Ordnung von hervorragender Bedeutung für die Salz- und Steppengebiete im Innern der Continente, ebenso für deren Littoral, daher selten *tr.*, häufiger *al.* (besonders *As.*), überwiegend *br.!* und hier *As.* und *Afr.!*

120. Amarantaceae, überwiegend *tr.!*

121. Nymphaeaceae, }
122. *Cabombaceae*, } in den süssen Gewässern weit über die Erde zerstreut, Ordn. 121 und 123 (1 Gattung) theils tropisch, theils boreal mit *al.* — Ordn. 122 (mit 2 Gattungen) von un-
123. *Nelumbiaceae*, }
regelmässigem Areal.

124. Aristolochiaceae, überwiegend *tr.!*

125. *Rafflesiaceae*, überwiegend *tr.!*, *br.* ∞

126. Loranthaceae, überwiegend *tr.!*
127. Santalaceae, gleichfalls überwiegend *tr.!*, aber auch *al.* besonders *As.*

---

129. Polygalaceae, in zerstreuten Arealen über die ganze Erde.
134. Linaceae, mit der Hauptgattung *Linum br.* und *al.*, anderen Gattungen *tr.*
135. Oxalidineae, überwiegend *al.!*, indem sowohl die Hauptgattung *Oxalis* dort in *Am.* und *Afr.* ausserordentlich formenreich auftritt, als auch die *Wendtieae* im andinen Florenreich endemisch sind.
136. Geraniaceae, gleichfalls überwiegend *al.!* an zwei verschiedenen Stellen: *Am.* mit den endemischen *Vivianeae*, *Afr.* mit *Pelargonium* u. a., ausserdem sehr zahlreiche Arten *br.*, dagegen *tr.* ∞
138. *Balsaminaceae*, zerstreut.
140. Tiliaceae, überwiegend *tr.!*, aber auch in den borealen Wäldern.
141. Sterculiaceae } beide überwiegend *tr.!*; Ordnung 141 durch die Tribus
142. **Malvaceae** } *Hermannieae* und *Lasiopetaleae* zugleich stark *al.* in *Afr.* und *As.!*, dagegen fehlend in der *br.* Gruppe; Ordnung 142 mit der Unterordnung *Bombacinae tr.!* und dort wichtige Baumformen darstellend, die Unterordnung *Malvinae* weit verbreitet und auch besonders häufig *br. Am.!*
145. Dilleniaceae, überwiegend *tr.!*, ausserdem *al. As.*, dagegen *br.* ∞
147. Hypericaceae, überwiegend *br.*, dagegen *al.* —
148. *Elatinaceae*, kleine zerstreute Ordnung aus ca. 20 Arten.
154 Violaceae, zerstreute Ordnung, Tribus *Alsodineae* und *Paypayroleae tr.!* besonders *Am.*
157. *Droseraceae*, in den Tropen ∞, am stärksten vertreten *al. As.!*
160. **Brassicaceae**, grosse und hervorragende Ordnung für alle borealen Florenreiche, dann wieder *al.!* sehr häufig mit 14 Gattungen in Australasien und mit 26 im andinen Florenreich einheimisch, auch im antarktischen mit endemischen Sippen; dagegen *tr.* —
161. Capparidineae, überwiegend *Am.!* vom mittleren Nord-Amerika bis andinen Florenreich.
166. Menispermaceae, überwiegend *tr.!*, dagegen *br.* ∞
168. Magnoliaceae, überwiegend *br.!* und zwar besonders *Am.* oder im ostasiatischen Florenreich, die *Illicieae* auch *tr.* und in *As.*, endlich *al.* ∞ durch *Drimys* im antarktischen Florenreich.

---

172. **Lauraceae**, überwiegend *tr.!* und hier in allen Florenreichen von hoher Bedeutung für die Waldvegetation auf den Gebirgen oder in den heissen Niederungen. Jedoch ist die Vertretung dieser Ordnung in den *al.* und *br.* Gruppen noch einigermaassen genügend durch endemische Formen, um sie in dieser Verbreitungskategorie erscheinen zu lassen, indem sie mit laubwechselnden Sippen in *br. Am.*, mit immergrünen Endemismen im mediterranen und ostasiatischen Florenreich auftreten *(Laurus)*, ebenso im südafrikanischen, australasischen, neuseeländischen und andinen Florenreich; Unterordnung *Cassythinae al.!*
175. Polygonaceae, überwiegend *br.!* und hier besonders *As.*; die *Eriogoninae* dagegen *Am.!*

176. Urticaceae, grosse Ordnung, wie die vorige von fast hervorragender Wichtigkeit, überwiegend *tr.!*
178. Ulmaceae, baumbildende Ordnung, zerstreut aber überwiegend *br.*
183. *Ceratophyllaceae*, kleine, aus einer Gattung bestehende zerstreute Ordnung.
190. *Myricaceae*, 35 Arten einer weit zerstreuten Gattung.

III. Gymnosperme Ordnungen.

Von diesen Ordnungen gehört keine mit vollem Rechte in die zuerst zusammengefasste Kategorie der allgemeinen Verbreitung, sondern fast alle in die Kategorie der für zwei Florengruppen gemeinsamen und in einer besonders vorherrschenden Ordnungen. Die Taxaceen dürfte man hier vielleicht aufzählen, doch werden sie besser den übrigen Coniferen angeschlossen.

Zusammenfassung. Wie man sieht, ist die Zahl der wirklich allgemein verbreiteten Ordnungen längst nicht überwiegend. Aufgezählt sind in dieser ersten
Kategorie 14 monokotyle Ordnungen von 40 in Gesammtzahl,
20 dikotyle gamopetale Ordnungen von 49 in Gesammtzahl,
15 — choripetale calyciflore Ordn. von 40 in Gesammtzahl,
20 — disciflore, cyclosperme etc. Ordn. von 39 in Gesammtzahl,
17 — choripetale thalamiflore Ordn. von 42 in Gesammtzahl,
6 — monochlamydeische Ordnungen von 25 in Gesammtzahl,
— gymnosperme Ordnung von 5 in Gesammtzahl.
Sa.: 92 Ordnungen von 240 phanerogamen Ordnungen.

Auch bei diesen 92 Ordnungen ist die »allgemeine« Verbreitung nur sehr bedingungsweise zu verstehen, wenn man bedenkt, dass solche Ordnungen wie die Lauraceen mit darunter inbegriffen sind, weil sie in den verschiedenen Florengruppen mit selbstständigen Sippen wichtigen pflanzengeographischen Charakters auftreten. Diejenigen Ordnungen, welche mit selbständigen Sippen wirklich in allen einzelnen Florenreichen enthalten sind, sind sehr viel geringer an Zahl, selbst wenn wir das gering an Ländermasse entwickelte antarktische Florenreich bei dieser Zählung mit dem andinen Florenreich, und den südlichen Theil Neu-Seelands mit Australien vereinigt in Betracht ziehen. Man findet bei einer Abschätzung nach diesen Principien, dass alsdann die Zahl der im strengeren Sinne allgemein verbreiteten Ordnungen auf die Hälfte jener obigen Zahl herabsinkt, nur etwa 46 beträgt.

§ 2. Die in einzelnen Theilen von zwei Florenreichsgruppen, sowie die auf Amerika oder auf die Alte Welt beschränkten tropisch-australboreal verbreiteten Ordnungen.

Schon unter der in § 1 zusammengestellten Kategorie befinden sich nicht wenige Ordnungen, welche (wie die *Ambrosiaceae, Myrtaceae, Connaraceae, Cabombaceae, Magnoliaceae, Lauraceae,*) nur sehr zweifelhaft in die Reihe der »allgemein verbreiteten« Ordnungen hineingebracht werden können. Bestimmend war dafür der Umstand, dass sie doch in keiner selbständigen Florengruppe ganz fehlen und dass sie in mehreren derartig vertreten sind, dass man sie nicht unbedingt einer einzelnen Florengruppe mit vorgeschobenen Ausläufern zutheilen kann. Unter dieser zweiten Kategorie sind nun besonders jene Ordnungen zusammengebracht, welche entweder nur einem oder zweien der subtropisch-tropischen Erddrittel angehören, zumal also entweder rein amerikanisch oder gerontogäisch sind, oder welche in mehreren Continenten so ausschliesslich auf deren tropisch-boreale, oder tropisch australe Gebiete beschränkt sind (zuweilen auch auf die borealen und australen Gebiete mit Ueberspringung der Tropen), dass von einer

allgemeinen Verbreitung überhaupt kaum noch die Rede sein kann. Est ist also diese zweite Kategorie eine Ergänzung der in § 1 zusammengestellten, zu welcher mit einigem Rechte auch manche der schon oben genannten Ordnungen gezählt werden könnten; ihre Zahl ist viel geringer als die der sub 1 genannten Ordnungen.

I. Monocotyledone Ordnungen.

16. *Philydraceae*, ausschliesslich *As.!* und hier sowohl *tr.* als *al.*

II. Dicotyledone Ordnungen.

28. Polemoniaceae, fast ausschliesslich *Am.!* und in diesem Continent vorwiegend *br.!* mit *tr.* ∞ und *al.* ∞, zugleich mit einer circumpolaren Gattung im nordischen Florenreich.

55. Ribesiaceae, monotypische und kleinere, nur aus einer artenreichen (ca. 60 Spec.) Gattung bestehende, zugleich *br.* und *al.* vorkommende Ordnung, welche im nordischen Florenreich circumpolar verbreitet ist und in die südlich angrenzenden Floren eintritt, dann als australe Ordnung nur im andinen Florenreich weit südwärts verbreitet vorkommt, und zwar mit einem die eine Hälfte der ganzen Ordnung ausmachenden Artenreichthum.

75. Mesembryaceae, vorwiegend *Afr.!* und diesem Continent vorwiegend *al.!* mit ausserordentlicher Artentfaltung im Caplande, zugleich aber auch *br.*, und selbst *tr.* ∞ (in der Neuen Welt durch Ordn. 76 ersetzt!)

76. **Cactaceae**, so gut wie ausschliesslich in *Am.!* (da nur *Rhipsalis* in *Afr.* einheimisch), in *Am.* aber in sehr reicher Entwickelung in den Gebieten von Texas, Arizona, Neu-Mexiko, dann durch die Tropenlandschaften hindurch mit neuer reicher Entfaltung in den brasilianischen Campos nach Chile (50 Arten) und Argentinien bis gegen das antarktische Florenreich hin.

80. Loasaceae, vorwiegend *Am.!* (ausserdem wenige *Afr.*), in *Am.* vorwiegend *al.!* aber ebenso *tr.*, und noch mit reicher Entwickelung (neben Cactaceen) im mittleren Nord-Amerika *br.*

84. *Datiscaceae*, kleine, aus 4 Arten bestehende Ordnung, im Indischen Florenreich *tr.*, ferner im mediterran-orientalischen und mittel-nordamerikanischen Florenreich *br.*, also von unbestimmter Zerstreutheit.

113 Aïzoaceae, mit Ordn. 75 vorwiegend *Afr.!* und hier besonders *al.!*, zugleich aber auch *tr.*, und *br.* ∞, ohne auf Afrika beschränkt zu sein.

114. Nyctagineae, eine überwiegend in *Am.!* vertretene Ordnung, von welcher nur *Pisonia* und *Boerhavia* als 2 grössere Gattungen *tr.* gerontogäisch vorkommen; in *Am.* sind sie vorwiegend *tr.!*, zugleich aber sowohl *al.* als auch *br.*

133. *Pittosporaceae*, eine kleinere überwiegend in *al.* *Afr.* und *As.* vorkommende, zugleich aber auch *tr.* und *bor.* ∞ vertretene Ordnung.

165. *Lardizabalaceae*, vorwiegend *As.!* und hier theils *tr.* (4 Gattungen im Indischen Florenreich) theis *br.* (4 Gattungen ostasiatisch); ausserdem aber *al.* in *Am.* mit 2 Gattungen im andinen Florenreich.

170. *Schizandraceae*, kleine *tr.* und *br.* Ordnung mit fast alleiniger Beschränkung auf *As.!*, indem 3 Gattungen im Indischen und 2 im ostasiatischen Florenreich vorkommen; ausserdem ist eine der letzteren *br.* in *Am.* (in dem mit Ost-Asien nahe verwandten mittel-nordamerikanischen Florenreich.)

173. Monimiaceae, vorwiegend *tr.* (jenseits des Aequators) und *al.* im amerikanischen Tropenreich, auf den ostafrikanischen Inseln, in Indien und Ost-Australien, dann im andinen Florenreich und auf Neu-Seeland; fehlen *br.*

III. Gymnosperme Ordnungen.

2. **Araucariaceae**, Ordnung von hervorragender Wichtigkeit für die borealen Florenreiche (in Inner-Asien nur —): Trib. *Abietineae,* welche auf den Hochgebirgen kaum den Aequator berührt. Dagegen Trib. *Araucarieae* in den Grenzgebieten von *tr.* und *al. Am.* sowohl als *As.*, und diese Trib. nicht *br.*; dagegen *Cunninghamieae* in *Am.* und *As. br.* — *al.* Es fehlt also die ganze Ordnung in *tr.* und *al. Afr.*, und überall im *tr. Am.* bis Süd-Brasilien und Chile.

3. Cupressaceae, zerstreute Ordnung in den *br.* und *al.* Florenreichen und dort stellenweise von fast hervorragender Bedeutung, dagegen *tr.* fehlend oder nur —.

4. Taxaceae, überwiegend *al.!*, aber auch *br.* gut vertreten, dagegen *tr.* ∞ nur auf den Hochgebirgen, (so dass diese Ordnung fast in die unter § 1 zusammengestellte Kategorie gebracht werden kann).

---

5. Cycadineae, gleichzeitig *tr.* und *al.* in fast gleichmässigem Gewicht, dagegen *br.* gänzlich fehlend; 6 Gattungen *tr.* (in *Afr.*, *As.*, und am meisten *Am.!*), 5 Gattungen *al.* aber nur in *Afr.* und *As.* mit Ausschluss Neu-Seelands.

Zusammenfassung. Es sind also noch zu den in § 1. aufgezählten 92 Ordnungen von allgemeiner oder nahezu allgemeiner Verbreitung in den Florenreichsgruppen hier noch 1 monokotyle, 12 dikotyle und 4 gymnosperme Ordnungen hinzugefügt, welche nicht unter die in erster Linie einer einzelnen Florenreichsgruppe angehörenden Ordnungen gezählt werden können und dabei einen Theil der Continente innerhalb ihrer vorwiegenden Verbreitungssphäre ausschliessen.

Nimmt man die Aufzählungen in § 1. und § 2. zusammen als die der weiter oder ganz allgemein verbreiteten Ordnungen, so ergeben dieselben

	15 monokotyle Ordnungen,	(von der Gesammtzahl 40)
	90 dikotyle Ordnungen,	(„ „ „ 195)
	4 gymnosperme Ordnungen	(„ „ „ 5)
Sa.:	109 phanerogame Ordnungen	(„ „ „ 240)

§ 3. Die vorwiegend oder ausschliesslich auf eine einzelne Florengruppe, oder auf ein einzelnes Florenreich beschänkten Ordnungen.

Es handelt sich nun um die Charakterisirung der übrig gebliebenen grösseren Zahl (131) phanerogamer Ordnungen, welche in so überwiegender Menge in einer einzelnen Florengruppe vertreten sind, dass die Vorkommnisse in den anderen Florenreichen dagegen fortfallen, indem sie entweder als vorgeschobene Posten der betreffenden hauptsächlich bewohnten Florengruppe gelten, oder als Relicte aus der älteren Erdgeschichte, wo die Lebensbedingungen jener Ordnung in weiterer Ausdehnung vorhanden waren. Diese Ordnungen sind nun also entweder *tropisch,* oder *austral,* oder *boreal,* und sollen nach diesem Gesichtspunkte gegliedert werden; um die Ausschliesslichkeit ihres Charakters, d. h. das Fehlen selbständiger Vertreter in den anderen Florengruppen hervorzuheben, werden hinter dem Namen der betreffenden Ordnungen die Zeichen *tr.!* oder *al.!* oder *br.!* hinzugefügt, während das Fehlen eines solchen Zeichens in dieser Kategorie sub § 3. darauf aufmerksam macht, dass die Ordnung auch ausserhalb der einen Florengruppe selbständige Repräsentanten hat.

Wo im § 1. oder § 2. von den Zeichen *tr.! al.!* oder *br.!* Anwendung gemacht war, diente

es zur Hervorhebung der überwiegenden Menge von Sippen in einer der Florengruppen; erst hier wird demselben Zeichen der Charakter der Ausschliesslichkeit verliehen.

Manche Ordnungen sind nicht in der ganzen Florengruppe, sondern nur auf einem der Continental-Drittel oder auf zweien derselben vertreten; um in diesen Fällen die Beschränkung strenger Art auszudrücken, wird von den Zeichen *Afr.!* oder *As.!* oder *Am.!* Anwendung gemacht werden, wobei einzelnen Verschlagungen oder zerstreuten Vorkommnissen ausserhalb des angeführten Continentes keine Rechnung getragen wird.

a) Die vorwiegend oder ausschliesslich tropischen Charakter-Ordnungen.

I. Monokotyledone Ordnungen.

2. *Apostasiaceae tr.! As.!* (mit zwei Gattungen im indischen Florenreich.)
3. Zingiberaceae, zugleich *br.* —, dagegen fast völlig fehlend *al.*
4. Musaceae, einzelne hochwichtige Charaktergattungen tropischer Florenreiche enthaltend, zugleich aber auch *Afr. al.* ∞, dagegen *br.* fehlend.
5. Bromeliaceae *Am.!*, von hervorragender Wichtigkeit, selbstverständlich nur unter Anlegung des amerikanischen Maassstabes, wo die Mehrzahl epiphytisch lebt. Es thut dem tropischen Charakter keinen Abbruch, dass einzelne Arten nordwärts in das mittel-nordamerikanische Florenreich vorgeschoben sind; aber es sind 22 Arten chilenisch, theilweise selbständige Repräsentanten, und 2 Arten gehen sogar bis zum Rio Negro in Patagonien.
6. *Rapateaceae tr.! Am.!*
8. Vellosiaceae *(Afr. + Am.)* mit schwächerer Vertretung in *al. Afr.*
12. *Taccaceae tr.!*, 2 Gattungen im indischen, eine im tropisch-amerikanischen Florenreich.
13. *Burmanniaceae*, zugleich *al. Am.*
14. Pontederiaceae *Am.*, selten in *tr. Afr.* und *As.*, die Tropen in Amerika beiderseits bis 40° n. Br. und 30° s. Br. überschreitend.
19. *Roxburghiaceae As.*, zugleich *br.* —
20. Dioscoreaceae, neben der Hauptmasse in den Tropen *al.* ∞ und *br.* —
21. Commelinaceae, ausserhalb der Tropen *al.* — *br.* —
23. *Mayacaceae tr.! Am.!* (eine einzelne Gattung.)
24. Eriocaulaceae, zugleich *al.* ∞, und *br. Am.* —
30. *Flagellariaceae tr.! (Afr. + As.!)*
31. **Phoenicineae**, hervorragende Tropenordnung sowohl in Hinsicht auf den systematischen als physiognomischen Charakter. In letzterer Beziehung sind die Palmen so gut wie exclusiv tropisch, da ihre borealen Repräsentanten nur selten hervorragende Landschaftszüge bilden; doch sind sie als *br.* ∞ zu bezeichnen, dagegen *al.*, — weil die australen Repräsentanten vorgeschobene selbständige Sippen des indischen oder amerikanischen Tropenreiches sind.
32. Cyclanthaceae *tr.! Am.!*
33. Pandanaceae *tr.! (Afr. + As.!)*, hervorragende Ordnung monokotyler Baum- und Strauchformen in den Tropen der östlichen Hemisphäre allein und deren äusserste Grenzen nicht überschreitend.
39. *Triuridineae tr.!* (mit einer Gattung im indischen, 2 im amerikanischen Tropenreich.)

II. Dikotyledone Ordnungen.

14. *Columelliaceae tr.! Am.!* 2 Arten in einer einzigen Gattung der peruanischen Anden.
15. Gesneraceae, zugleich neben der tropischen Hauptmenge *al.* ∞ und *br.* ∞.
16. Bignoniaceae, in den Tropen so sehr mit (theilweise hervorragenden) Repräsentanten überwiegend, dass dagegen die *al.* ∞ und auch in *As.* und *Am.* die *br.* ∞ weniger in Betracht kommen.
20. *Sesamaceae tr.! Afr.!*, allerdings mit 2 Gattungen nach *al. Afr.* eintretend.
34. Apocynaceae, neben der tropischen, in die Waldformationen mit beträchtlichem Gewichte eintretenden Hauptmenge auch zugleich *al.* ∞ und *br.* ∞.
35. Loganiaceae, exclusiver tropisch als vorige Ordnung, doch ebenfalls *al.* ∞ und *br.* —.
41. Myrsinaceae, wie Ordn. 35.
42. Sapotaceae, zugleich *al.* —, und *br.* ∞ in *Am.* und *As.*
43. Diospyraceae, alle 6 Gattungen *tr.*, doch zugleich 3 davon *al. Afr.* und 2 *al. As.*, daher die Ordnung mindestens *al.* ∞ und *br.* —
44. Styracineae *(As. + Am.!)*, zugleich *al.* — und *br.* ∞.

---

57. *Brexiaceae tr.!* wenige Gattungen fast allein auf das Florenreich der ostafrikanischen Inseln beschränkt, eine in Indien, und eine als tropisches Element in Neu-Seeland.
63. *Chrysobalanaceae*, tropische Baumordnung, zugleich *al. As.* ∞.
70. **Melastomaceae**, Tropenordnung von theilweise *(Am.*, weniger *As.)* hervorragender Bedeutung, zugleich *al.* ∞, aber nicht mit eigenen Vertretern in die borealen Florenreiche ausser an den Berührungsgebieten eintretend.
73. **Rhizophoraceae** *tr.!* und höchstens an den von warmen Strömungen berührten Küsten die Grenzgebiete der Tropen berührend, mit 17 Gattungen für die tropische Seestrandsflora durch Bildung der eigenthümlichen Mangrove-Waldungen von hervorragender Bedeutung.
74. Combretaceae, zugleich *al. As.* und *Afr.* —, *br. Am.* —
78. *Papayaceae tr.! Am.!* (mit nur 2 Gattungen, 24 Arten).
79. *Turneraceae*, vorwiegend *Am.*, ausserdem *Afr.*, ebendort *al.* ∞.
82. *Samydaceae*, vorwiegend *Am.*, ausserdem *al.* ∞.
85. Begoniaceae, *tr.!* (abgesehen von einigen in Ost-Asien nordwärts über die Tropen vorgeschobenen Stationen), in *Afr.* viel seltener als in *Am.* und *As.*, in ganz Australien fehlend.

---

90. *Olacineae*, zugleich *al. As.* und *Afr.* ∞.
92. *Chailletiaceae tr.!* (abgesehen von einer Art in *al. Afr.*).
93. Salvadoraceae (*As.! + Afr.!*) und dort beiderseits die Tropengrenze überschreitend.
98. Malpighiaceae, theilweise in den Tropen als Lianen und Waldbäume von hervorragender Bedeutung, zugleich *al.* ∞.
99. *Erythroxylaceae tr.! (Am.)*, aber nicht ausschliesslich in *tr. Am.*, sondern auch in allen anderen *tr.* Florenreichen.
100. Meliaceae, zugleich *al.* — und *br.* —
101. Citraceae *(As.)*, aber auch *Afr.* und *Am.* in geringerer Zahl, *br.* —

105. Burseraceae, zugleich *al.*— und *br.*—.
106. Simarubaceae, *al.* fehlend, aber *br.*∞.
108. Zanthoxylaceae, *al.*∞ und *br.*∞ mit Repräsentanten, welche nur mit Schwierigkeit diese Ordnung noch als besonders tropischen Charakters erscheinen lassen.
128. *Balanophoraceae*, zugleich *al.*∞ und *br.*—

---

130. Vochysiaceae } *tr.! Am.!*, von Ordn. 130 fünf, von Ordn. 131 nur zwei
131. *Trigoniaceae* } Gattungen das neotropische Florenreich charakterisirend.
143. Camelliaceae, zwar vorwiegend tropisch, doch zugleich *al.*— und besonders *br.*∞ im ostasiatischen Florenreich mit Repräsentanten, welche die Ordnung ähnlich den Lauraceen fast als in die Kategorie 1 gehörig erscheinen lässt.
144. *Marcgraviaceae tr.! Am.!* (mit nur etwa 25 Arten).
146. Clusiaceae *tr.!* (fast ohne Ausnahme) und von charakteristischer Bedeutung für die Tropenflora, am zahlreichsten in *Am.*, weniger in *As.*, selten in *Afr.*
149. Dipterocarpaceae *tr.! (As.! + Afr.)*, mit etwa 200 Arten im indischen Florenreich und nur 3 im tropischen Afrika.
150. *Chlaenaceae tr.! Afr.!* und zwar nur 8 Arten auf Madagaskar beschränkt.
151. *Ochnaceae*, überwiegend in *tr. Am.*, doch auch *Afr.* und dort *al.*∞.
152. Bixaceae, zugleich *al.*∞.
159. *Nepenthaceae, tr.! (As.! + Afr.)*, nur 1 Gattung von Madagaskar über Ceylon nach Borneo reichend.
169. Anonaceae, tropische Charakterordnung, zugleich aber *al.*∞ und *br.*—

---

171. Myristicaceae *tr.! (As. + Am.)*.
179. **Moraceae**, als Charakterordnung nur den Tropen, zumal mit der Unterordnung *Artocarpinae* und der Hauptmenge der Gattung *Ficus* angehörig, doch neben dieser überwiegenden tropischen Vertretung mit einzelnen Gattungen und Arten zugleich *al.*∞ und *br.*∞, so dass diese Ordnung fast mit gleichem Rechte wie die Lauraceen zu der Kategorie § 1, oder letztere zu der tropischen Kategorie gerechnet werden könnte.
181. **Piperaceae**, grosse tropische Charakterordnung, zugleich *al.*∞
182. *Chloranthaceae*, zugleich *al.*— und *br.*— (mit je einer von 3 Gattungen).
184. *Podostemaceae*, zugleich *al.*— und *br.*—
185. *Batidineae Am.!*, eine Art von Brasilien bis Florida, Californien und den Sandwich-Inseln.
197. *Lacistemaceae tr.! Am.!* (16 Arten).
195. *Balanopideae As.!*, 6 Arten in Neu-Caledonien, 1 *al.* in Queensland.

III. Gymnosperme Ordnungen.

1. Gnetaceae, in 3 Gattungen vorwiegend tropisch, unter diesen *Welwitschia* als merkwürdigster Repräsentant im südwestlichen Theile *tr. Afr.*, zugleich aber eine Gattung *al.*∞ und *br.*∞ *(Ephedra)*, so dass auch diese Ordnung fast mit gleichem Rechte wie manche andere in die Kategorie des § 1 zu rechnen sein würde.

Zusammenfassung. Die Zahl der hier genannten tropischen Charakterordnungen beträgt also:

19 monokotyle Ordnungen von 40 in Gesammtzahl.
10 dikotyle gamopetale Ordnungen von 49 in Gesammtzahl.
9 — choripetale calycifl. Ordnungen von 40 in Gesammtzahl,
11 — disciflore etc. Ordnungen von 39 in Gesammtzahl.
11 — choripetale thalamifl. Ordnungen von 42 in Gesammtzahl.
8 — monochlamydeische Ordnungen von 25 in Gesammtzahl.
1 gymnosperme Ordnung von 5 in Gesammtzahl.
Sa.: 69 Ordnungen von 240 phanerogamen Ordnungen.

Diese Gesammtzahl bildet die grössere Hälfte der nach Abzug von 109 Ordnungen, welche nicht ihre hauptsächliche Heimat in nur einer einzigen Florengruppe haben, übrig gebliebenen 131 Ordnungen, und besonders auffällig ist dabei die grosse Zahl monokotyler Tropenordnungen, welche beinahe die Hälfte der Gesammtzahl von Monokotylen überhaupt bilden, wogegen besonders die gamopetalen und calycifloren Dikotylen verhältnissmässig wenig tropische Eigenthümlichkeiten aufzuweisen haben.

Von diesen 69 tropischen Charakterordnungen sind aber nur 25 ausschliesslich, oder so gut wie ausschliesslich, tropisch, während die übrigen 44 theils in den australen, theils (und weniger) in den borealen Florenreichen bemerkenswerthe und bisweilen bedeutende Vertretung besitzen.

Sodann ist noch bemerkenswerth, dass von diesen 69 Tropenordnungen sich 24 entweder auf die Tropen der Alten Welt oder im grösseren Theile auf die von Amerika beschränken. So gross auch diese Zahl ist, so geht doch daraus andererseits hervor, dass immerhin noch die Gemeinsamkeiten in der Tropenflora der Alten und Neuen Welt weit grösser sind ($\frac{2}{3}$ der Charakterordnungen) als deren ausschliessliche Eigenthümlichkeiten ($\frac{1}{3}$ der Charakterordnungen); dazu ist dann noch zu bemerken, dass unter den im § 1 aufgeführten 92 Ordnungen sich sehr viele befinden, welche innerhalb der Tropen ihre stärkste Entwicklung haben und daher für die Tropen Charaktere zweiten Grades liefern; diese pflegen aber in Afrika, Asien (oder in einem dieser Continentaldrittel) und in Amerika gleichmässig verbreitet zu sein.

Es ist also, was für die primäre Eintheilung der Erde und Zusammenfassung der Florenreiche nach grossen Florengruppen von Wichtigkeit ist, die Trennung zwischen Tropenfloren und den nördlich oder südlich angrenzenden Floren anderen Charakters viel grösser, als die Trennung zwischen den gerontogäischen und amerikanischen Tropen.

b) Die vorwiegend oder ausschliesslich australen Charakter-Ordnungen.

I. Monokotyledone Ordnungen.

7. Haemodoraceae, besonders stark in *As.*, zugleich aber *tr.* ∞ und *br.* ∞.
10. *Hypoxidineae*, zugleich *tr.* ∞ und *br.* —.
15. *Gilliesiaceae, al.! Am.!* (3 Gattungen im andinen Florenreich).
25. Restiaceae, *al.!* und fast nur in *Afr.* + *As.!*, da 12 australafrikanischen und 12 australasischen (2 neuseeländischen) Gattungen nur eine andine gegenübersteht, und ebenso nur eine in das indische Tropenreich vordringt.
26. *Centrolepidineae, al.!* überwiegend in *As.*, aber daneben auch — *Am.*

II. Dicotyledone Ordnungen.

4. *Calyceraceae, al.! Am.!* (mit 3 Gattungen, eine nach Brasilien eintretend).

11. Stylidiaceae, zwar überwiegend *al.* und hier besonders in *As.*, weit weniger in *Am.*, aber auch *tr. As.* ∞; *br.* fehlend.

12. Goodeniaceae, überwiegend und stark vertreten nur *al. As.*, aber daneben auch *tr. As.* + *Afr.*; *br.* fehlend.

13. *Brunoniaceae al.! As.!* (eine einzelne, auch in geographischer Beziehung sich an die vorigen 2 Ordnungen anschliessende Art.)

22. Selagineae, mit vollständig verschiedener Verbreitung der beiden Unterordnungen, indem die hauptsächliche Menge *(Selaginae)* rein *al. Afr.* ist mit Ausnahme der *br.* Gattung *Lagotis*, die kleinere Unterordnung *Globularinae* dagegen *br.*

23. Myoporaceae, in ihrer Hauptmasse *al. As.*, daneben aber auch *al. Afr.* und *tr.* —.

30. *Nolanaceae al.! Am.!* (7 Gattungen im andinen Florenreich.)

45. Epacridineae *al.! As.!* mit wenigen Ausnahmen, indem von den 26 Gattungen 4 in das indische Florenreich eintreten und ausserdem eine Gattung im antarktischen Amerika ihre Heimat hat.

---

54. Bruniaceae *al.! Afr.!* mit allen 10 Gattungen, von denen wenige die engen Grenzen des australafrikanischen Florenreichs überschreiten.

58. *Cephalotaceae al.! As.!* eine monotypische Gattung allein im westlichen Theil des australasischen Florenreiches.

68. *Oliniaceae Afr.!* und fast nur *al.*, dagegen *tr.* ∞ mit der in Madagaskar einheimischen Gattung *Myrrhinium*.

88. *Penaeaceae al.! Afr.!* mit allen 20 Arten.

89. **Proteaceae,** grosse und charakteristische australe Ordnung, in grösster Menge im australasischen Florenreich *(Banksia, Grevillea, Dryandra* etc.) verbreitet, mit einer neuen, in Gattungen und Arten gänzlich verschiedenen Menge in Süd-Afrika und hier fast allein im Gebiet des südwestlichen Caplandes *(Protea, Leucadendron* etc.), in viel geringerer Menge im andinen Florenreich. Ausserdem aber in mehreren Florenreichen *tr.* ∞, dagegen in den borealen durchaus fehlend. — (Vergl. die ausführlicheren Darlegungen oben pag. 217—218.)

---

103. Rutaceae, eine in *al. Afr.* und *al. As.* hervorragende Ordnung und in beiden Florenreichen mit verschiedenen Tribus auftretend, zugleich aber auch *tr.* ∞ und *br.* ∞ mit der Unterordnung *Diosminae*.

---

132. *Tremandraceae, al.! As.!* mit nur 17 Arten im australasischen Florenreich.

137. *Tropaeolaceae, al.! Am.!* mit ca. 35 Arten einer formenreichen Hauptgattung im andinen Florenreich.

---

191. Casuarinaceae, *As.!* und fast nur *al.!*, obgleich allerdings sogar eine Art das ostafrikanische Tropenreich berührt und mehrere Arten sich unter die tropisch-indische Flora mischen.

Zusammenfassung. Die Zahl der hier aufgeführten australen Charakterordnungen beträgt also:

5 monokotyle Ordnungen von 40 in Gesammtzahl.
8 dikotyle gamopetale Ordnungen von 49 in Gesammtzahl,
5 choripetale calyciflore Ordnungen von 40 in Gesammtzahl,
1 choripetale disciflore Ordnung von 39 in Gesammtzahl,
2 choripetale thalamiflore Ordnungen von 42 in Gesammtzahl,
1 monochlamydeische Ordnung von 25 in Gesammtzahl,
— gymnosperme Ordnungen von 5 in Gesammtzahl.
Sa.: 22 Ordnungen von 240 phanerogamen Ordnungen.

Das bemerkenswertheste in der Verbreitung dieser australen Ordnungen liegt darin, dass weitaus die meisten, zumal unter den durch ein ! ausgezeichneten Charakterordnungen, entweder nur die westliche oder nur die östliche Halbkugel der Erde auszeichnen, und auch auf der letzteren am häufigsten nur entweder *al. Afr.* oder *al. As.;* sind sie gemeinschaftlich, so pflegen die Unterordnungen oder Tribus schärfer, als es bei den tropischen Ordnungen der Fall war, nach Continenten gesondert zu sein.

Einige australe Ordnungen sind zwar mehr indifferent, diese sind dann aber gewöhnlich auch gleichzeitig in den Tropen verbreitet; einige haben ausnahmsweise gleichzeitig besondere boreale Repräsentanten.

Daraus geht also hervor, dass gerade in den auf die australe Florengruppe beschränkten Ordnungen, welche sehr häufig aus einer oder wenigen artenreichen oder sogar aus artenarmen Gattungen bestehen, zugleich austral-continentale Besonderheiten für die drei Erddrittel *Afr.*, *As.* und *Am.* liegen, wobei aber Neu-Seeland kaum etwas Besonderes für sich beansprucht.[1] Das antarktische Florenreich hat keine besondere Ordnung für sich allein, welche von ihm aus in die austral-subtropischen Florenreiche gemeinsam weiter verbreitet wäre und dadurch neue gemeinsame Charaktere brächte, wie es die so starke Wirkung des mächtig entwickelten nordischen Florenreiches für die borealen Charaktere mit sich gebracht hat.

Man könnte unter diesen Umständen fragen, was denn von gemeinsamen Charakteren der australen Florenreiche übrig bleibt, wenn die an sich nicht sehr grosse Zahl australer Ordnungen nach Continenten gesondert auftritt. Die gemeinsamen Charaktere hat man bei dieser Frage in denselben Ordnungen vom Standpunkte der repräsentativen Ergänzung zu suchen. Das will heissen: eine grosse Zahl von Ordnungen ist überhaupt in den australen Florenreichen gemeinsam verbreitet, aber nicht charakteristisch im ersten Grade, weil sie zugleich auch boreal oder noch häufiger tropisch oder ganz allgemein verbreitet sind. Indem nun aber, aus der alten (gemeinsamen) Tropenflora ausgeschieden, an dieser Stelle diese, an jener eine andere besondere Ordnung sich herausgebildet und mehr oder weniger formenreich sich entwickelt hat, auch wohl mit wenigen Auswanderern die benachbarten australen Continente erreichte, sind repräsentative Charaktere zur Ausbildung gekommen, deren Veranlassung eine gemeinsame gewesen ist. Vielleicht sind dabei auch die gemeinsamen Ordnungen, wie Proteaceen und Rutaceen, polyphyletischer Entwickelung. —

Es ist noch hinzuzufügen, dass die borealen Florenreiche ganz ähnliche Charaktere continentaler Abgeschlossenheit haben würden und auch wirklich

---

[1]) Vergl. oben, pag. 448.

neben anderen gemeinsamen besitzen, wenn nicht das nordische Florenreich zur Entfaltung eigener, die borealen Florenreiche bis zu den Subtropen hin bevölkernder und dadurch verbindender Ordnungen oder Tribus geführt hätte.

c) Die vorwiegend oder ausschliesslich borealen Charakter-Ordnungen.

I. Monocotyledone Ordnungen.

34. *Typhaceae,* kleine aus nur 2 sehr verschiedenen (und vielleicht als eigene Ordnungen aufzufassenden) Gattungen bestehende Ordnung von weiter Zerstreutheit in den gemässigten Erdstrichen, wo auch in *al. Afr.* und *As.* die borealen Arten sich wiederfinden, augenscheinlich mit der den Wassergewächsen eigenen weiten Verbreitungsweise.

II. Dicotyledone Ordnungen.

1. Lactucaceae, der kleinere Haupttheil der Compositen, der unzweifelhaft als ein borealer Charakter aufzufassen ist, zugleich aber auch *al.* ∞ und *tr.* —
5. Dipsaceae, *Afr.!* + *As.*, und zwar hier fast rein *br.*; *tr.* — und *al.* —
7. Loniceraceae, nicht unwichtige boreale Charakterordnung mit circumpolarer Verbreitung, dagegen auch zugleich in *Am.* + *As. tr.* ∞ und *al.* ∞
18. *Orobanchaceae, br.* weit verbreitet, *tr.* ∞ in *Am.* und *Afr.*, *al.* ∞
27. Hydrophyllaceae, fast nur *Am.!* und hier auch *tr.* — und *al.* ∞, zugleich auf den Sandwich-Inseln ∞.
39. Plumbagineae, Ordnung von borealem Charakter in 6 Gattungen, obwohl zugleich von den 8 Gattungen der ganzen Ordnung 5 *tr.* und 3 *al.* sind.
40. **Primulaceae,** Ordnung von hervorragender Wichtigkeit nur für das nordische Florenreich und die ihm zugehörigen südlicheren Hochgebirgsregionen, zugleich aber auch *tr.* — und *al.* ∞ besonders mit 8 Gattungen im andinen und mit 3 im australasischen Florenreich von nicht borealem Typus. Darnach tritt diese Ordnungen fast wie *Ribesiaceae* in die Kategorie des § 2, doch ist das bei den boreal-alpin am stärksten entwickelten Ordnungen eine häufigere und auf erleichterte Wanderung zurückzuführende Thatsache.
46. *Diapensiaceae, br.!* in *Am.!* und *As. or.!* mit einer circumpolar-arktischen Art.
48. Pyrolaceae, *br.!* mit 11 Gattungen resp. Untergattungen.
49. *Lennoaceae, Am.!* im mittleren nordamerikanischen Florenreich und zugleich im mexikanischen Gebiete der nördlichen Tropen.

---

53. *Hamamelideae,* hauptsächlich zwar *br.* (9 Gattungen), doch immerhin durch Verbreitung von 5 Gattungen im indischen Florenreich auch *tr.* ∞, und in *al. Afr.* —
60. *Platanaceae,* monotypische Ordnung *br.!* im mittel-nordamerikanischen und im orientalischen Florenreich.
61. **Rosaceae,** in den *br.* Florenreichen sehr wichtige Charakterordnung, einzelne Tribus von hervorragender Wichtigkeit auch für das nordische Florenreich, zugleich aber *tr.* — und *al.* ∞
62. Amygdalaceae, die vorige Ordnung ergänzend, aber *al.* fehlend.
72. *Trapaceae,* monotypische Ordnung von der weiten Verbreitung der Wassergewächse und daher *tr.* —, dagegen *al.* fehlend.
87. Elaeagnaceae, zerstreut in *br. Am.* und *As.*, in *As.* zugleich *tr.* —, aber *al.* fehlend.

---

111. *Empetraceae,* drei *br.!* Gattungen mit circumpolarer Verbreitung der Namen gebenden, welche gleichzeitig im antarktischen Florenreich *al.* — vorkommt; sonst fehlend.

112. *Callitrichaceae,* monotypische Ordnung von der gewöhnlichen weiteren Verbreitung temperirter Wassergewächse, daher *al.* ∞

116. *Thelygonaceae, br.! Afr.!* mit einer einzigen Art im mediterran-orientalischen Florenreich.

117. **Dianthaceae,** } beide nahe verwandte Ordnungen sehr gleichmässig
118. Paronychiaceae, } in ihrer Verbreitung, indem sie *br.* von hervorragender Wichtigkeit zugleich *tr.* — und *al.* ∞ vorkommen; auch Ordn. 117 ist in den wärmeren *br.* Gebieten am stärksten vertreten, aber auch in weiter Verbreitung arktisch-circumpolar.

139. *Limnanthaceae, br.! Am.!* (mit nur 4 Arten im mittel-nordamerikanischen Florenreich.)

153. *Resedaceae, Afr.!* und zwar alle *br.!* mit Ausnahme von 3 Arten im Caplande; einige Arten in das ost- und mitteleuropäische Gebiet hinein verbreitet.

155. Cistaceae, in grösster Menge *br. Afr.* und hier besonders im atlantischen Gebiete, wenige *br. Am.*, ausserdem *al.* —

156. Tamariscineae, *br.!* und zwar *As.* + *Afr.!*, besonders stark vertreten im innerasiatischen Florenreich und den sich anschliessenden Wüstensteppen Afrika's; *Tamarix orientalis* auch zum Cap verbreitet.

158. *Sarraceniaceae, Am.!* und mit Ausnahme einer *tr.* Art *(Heliamphora)* alle *br.* mit 2 Gattungen im atlantischen und pacifischen Nord-Amerika.

162. *Fumariaceae br.!* mit Ausnahme einiger Arten in *al. Afr.*

163. Papaveraceae, zugleich *tr.* — und *al.* —

164. Berberidineae, alle 12 Gattungen *br.!*, und ihre Hauptmenge im ostasiatischen und mittel-nordamerikanischen Florenreich, ausserdem die Gattung *Berberis* selbst zugleich *al.* im andinen Florenreich.

167. **Ranunculaceae,** für die *br.* Florenreiche eine hervorragende Ordnung, in einigen Gattungen besonders vorherrschend im nordischen Florenreich; nur Ausnahmen einiger Gattungen *tr.*, — dagegen *al.* ∞, indem in allen australen Florenreichen neue Arten borealer Gattungen und selbständige Sippen auftreten; so in Australasien 4 Gattungen, ebensoviel in Neu-Seeland mit 23 endemischen Arten von *Ranunculus,* und im andinen Florenreich 6 Gattungen.

---

174. *Calycanthaceae br.!* mit einer Gattung im ostasiatischen, einer zweiten im mittel-nordamerikanischen Florenreich.

177. *Cannabineae br.!* mit 2 Gattungen im innerasiatischen und nordischen Florenreich.

180. *Saururaceae br.* mit 2 Gattungen im ostasiatischen und mittel-nordamerikanischen Florenreich. Angegeben wird eine dritte (?) Gattung von Juan Fernandez.

186. *Leitneriaceae, br.! Am.!* mit 2 Arten in Florida und Texas.

188. Salicineae, für alle borealen Florenreiche eine hervorragende Ordnung, besonders mit vielen halbstrauchartigen Vertretern arktisch-alpin, ausserhalb dieser Florenreiche selten mit einzelnen selbständigen Arten sowohl in Columbia und Chile als am Orange-Fluss; daher *tr.* — und *al.* —

189. Juglandineae, baumbildende Ordnung mit 4 Gattungen in den borealen Florenreichen (ausgenommen nordisches Florenreich und Inner-Asien) zerstreut, aber von da mit 2 Gattungen in die Tropenreiche von Indien und Amerika eintretend, daher *tr.* ∞

192. Betulaceae, für die borealen Florenreiche vielfach hervorragende Ordnung durch Mitbetheiligung an dem Waldwuchs, zugleich aber eine Gattung im andinen Florenreich vertreten.

193. Corylaceae *br.!* mit 4 Gattungen.

194. **Fagaceae**, Ordnung aus nur 4 Gattungen, von denen allerdings nur *Quercus* sehr formenreich auftritt, aber dennoch alle pflanzengeographisch von hervorragender Wichtigkeit durch ihren Antheil an der Zusammensetzung der borealen Wälder; aus diesen *br.* Florenreichen tritt *Quercus* zugleich in *tr. As.*, weniger in *tr. Am.* ein, und *Fagus* ist zugleich mit Ueberspringung der Tropen *al.* in allen Florenreichen ausgenommen Süd-Afrika; daher ist die Ordnung (mit Ausnahme von *Afr.*) *tr.* ∞ und *al.* ∞ und wäre fast mit demselben Rechte zu den in § 1 zusammengestellten Ordnungen zu zählen, wenn sie nicht ausserhalb der borealen Reiche zu fragmentarisch aufträte.

Zusammenfassung. Die Zahl der hier aufgeführten borealen Charakterordnungen beträgt also:

1 monokotyle Ordnung von 40 in Gesammtzahl,
10 dikotyle gamopetale Ordnungen von 49 in Gesammtzahl,
6 choripetale calyciflore Ordnungen von 40 in Gesammtzahl,
5 disciflore und cyclosperme Ordnungen von 39 in Gesammtzahl,
9 choripetale thalamiflore Ordnungen von 42 in Gesammtzahl,
9 monochlamydeische Ordnungen von 25 in Gesammtzahl,
— gymnosperme Ordnungen von 5 in Gesammtzahl.

Sa.: 40 Ordnungen von 240 phanerogamen Ordnungen.

Im Vergleich mit den tropischen und australen Charakterordnungen sind in dieser letzten Gruppe sehr viel weniger durch ein ! als specifisch boreal ausgezeichnete, weil von einer grossen Anzahl immer einzelne Vertreter zerstreut in anderen, zumal den australen Florenreichen vorkommen, und unter den letzteren zeichnet sich wiederum das andine durch den grösseren Besitz borealer Sippen aus. Sodann ist bemerkenswerth, dass wiederum eine geringere Zahl von Ordnungen als in den beiden vorigen Gruppen nur einem der Continentaldrittel angehört, und dass hier eine ganz andere Vertheilungsweise in den Fällen engerer Beschränkung stattfindet. Es stehen sich nämlich besonders Afrika mit dem zu diesem Continentaldrittel zugehörigen Süd-Europa einerseits, und die beiden Florenreiche Ost-Asien und mittleres Nord-Amerika andrerseits gegenüber, während allerdings in seltneren Fällen (wie bei Ordnung 60) auch verbindende Züge in den beiden Florenreichen des Orients und des mittleren Nord-Amerika's vorhanden sind.

Eine Reihe borealer Ordnungen endlich besteht aus solchen, welche in hervorragender Weise an der Zusammensetzung der Flora des nordischen Florenreichs betheiligt sind und dadurch allein ihren hervorragenden Charakter und ihre gleichmässige Verbreitung über die südlicheren Hochgebirge und darüber hinaus erhalten haben, während gerade das antarktische Florenreich keine so umändernde Rolle für die übrigen australen Florenreiche erlangt hat.

Endresultat. Obgleich die Zählungen nach gesonderten Kategorien ihre Uebelstände haben, indem die Grenzen zwischen denselben schwierig aufrecht zu halten sind und es manche Ordnungen giebt, welche mit beinahe gleichem Recht in zwei verschiedene Kategorien gebracht werden, so sind dies doch nur jede schematische Eintheilung begleitende Uebelstände, und es lässt sich dennoch in einer schliesslichen Zusammenstellung ein Ueberblick über die Vertheilungsweise der Ordnungen nach grossen Ländergruppen von ziemlicher Richtigkeit gewinnen.

Es zerfallen demnach die unterschiedenen, allerdings an Grösse und geographischer Bedeutung höchst ungleichen 240 phanerogamen Ordnungen in Rücksicht auf ihr Vorkommen in den hauptsächlich zu trennenden Florengruppen in folgende Kategorien, wobei Abtheilung 1, wie es immer bei der Zusammenfassung geschah, die Monokotylen, Abtheilung 2 von den Dikotylen die Gamopetalen, 3 die Calycifloren, 4 die Discifloren und Cyclospermen etc., 5 die Thalamifloren, 6 die Monochlamydeen, und endlich 7 die Gymnospermen bedeutet:

Kategorien von § 1, § 2 und § 3.	1	2	3	4	5	6	7	Summa
§ 1. Allgemein verbreitete Ordnungen	14	20	15	20	17	6	—	92
§ 2. Nicht so allgemein verbreitete Ordnungen mehrerer Florengruppen	1	1	5	2	3	1	4	17
§ 3. a) Tropische Charakterordnungen	19	10	9	11	11	8	1	69
§ 3. b) Australe Charakterordnungen	5	8	5	1	2	1	—	22
§ 3. c) Boreale Charakterordnungen	1	10	6	5	9	9	—	40
Sa.:	40	49	40	39	42	25	5	240

Es ergiebt der Vergleich, dass nach den allgemeiner verbreiteten Ordnungen die Tropenflora die grösste Zahl von Charakterordnungen für sich hat, obwohl die specielle Aufzählung lehrte, dass viele derselben nicht ausschliesslich den Tropen angehören; ihre Gegenwart in den australen oder borealen Florenreichen ist aber als die des tropischen Florenelements aufzufassen, und sie entspricht den eingangs geschilderten Florenvermischungen durch Wanderung oder durch Ueberbleibsel aus älterer Zeit, welche ein Nebenelement der Flora in dem neuen oder fremdartigen Hauptelemente bilden.

Diese Anschauung ist wohl als ein kleiner Rest richtig festgestellter Erklärungen aus der viel umfangreicheren und den Thatsachen nicht entsprechenden Hypothese von ETTINGSHAUSEN, welche oben (pag. 193) weitläufiger besprochen wurde, anzuerkennen; doch ist dabei zu bemerken, dass nach unserer Anschauung diese Heraussonderung eigener Floren und Entwicklung eigener Sippen sogar vom Ordnungsrange viel früher geschah, als in den auf das jüngste Tertiär folgenden Umwälzungsperioden der Erde; die Tertiärperiode selbst muss in langsamer Entwickelung diese gesondert auftretenden Sippen zur Entwickelung gebracht haben, und allerdings sind bei deren vorschreitender Ausbreitung und formenreichen Entfaltung andere Sippen in Rückstand getreten oder gänzlich geschwunden.

Es ist immer daran zu erinnern, dass hier nur von den Sippen im Ordnungsrange die Rede war, gelegentlich von Unterordnungen und Tribus; wie viel schärfer sich die Contraste gegenüber stehen, wenn wir die Untersuchung auf die Sippen vom festen Gattungsrange ausdehnen, versteht sich aus allen gemachten Andeutungen von selbst, und es ist oft gesagt, dass der eigentliche Charakter der einzelnen Florenreiche in dem vorwiegenden Besitz eigener Gattungen liege, welche nur als Nebenelemente in den der Vermischung und Wanderung günstig gelegenen Nachbarflorenreichen auftreten.

Dies auch nur an einem einzigen Florenreiche durchzuführen, seine Gattungen zu sondern von den fremden beigemischten Sippen, ist bisher noch nie versucht; auch sind ja nur zufällig Floren in dem Umfange eines natürlichen Florenreiches geschrieben. Ich behalte es späteren,

allerdings auf Jahre auszudehnenden Studien vor, eine solche Untersuchung über das Nordische Florenreich zu entwickeln. —

Von einem anderen hohen Interesse ist es dann noch, diejenigen Ordnungen zusammenzustellen, welche aus allen Florenreichsgruppen einem der Continentaldrittel mit zugehörigen Inseln ausschliesslich oder vorwiegend eigenthümlich sind. Indem das afrikanische Continentaldrittel wiederum vorwärts über das ganze mediterran-orientalische Florenreich ausgedehnt wird, und indem von dem ! Zeichen wiederum zur Hervorhebung der so gut wie ausnahmslosen Ausschliesslichkeit Anwendung gemacht wird, und indem die zwei Dritttheilen gemeinsamen Ordnungen in beide gemeinschaftlich gesetzt werden (aber ohne das Zeichen!), erhält man folgende Tabelle:

Afrika.	Asien.	Amerika.
	Apostasiaceae!	Bromeliaceae!
		Rapateaceae!
Vellosiaceae	. . . .	Vellosiaceae
	Philydraceae!	(Pontederiaceae)
	Roxburghiaceae.	Gilliesiaceae!
Restiaceae	Restiaceae.	Mayacaceae!
	(Centrolepidineae.)	
Flagellariaceae	Flagellariaceae.	
Pandanaceae	Pandanaceae	Cyclanthaceae!
		Ambrosiaceae.
Dipsaceae	Dipsaceae.	Calyceraceae!
	Stylidiaceae	Stylidiaceae.
(Goodeniaceae)	Goodeniaceae.	
Sesamaceae!	Brunoniaceae.	Columelliaceae!
Selagineae.	Myoporaceae.	Hydrophyllaceae.
		Polemoniaceae.
		Nolanaceae!
	Styracineae	Styracineae.
	Epacridineae!	Lennoaceae!
Bruniaceae!	Cephalotaceae!	
Oliniaceae!		Papayaceae!
Mesembryaceae.		Cactaceae!
Turneraceae	. . . .	Turneraceae.
Penaeaceae!	(Datiscaceae.)	(Loasaceae.)
Salvadoraceae	(Salvadoraceae.)	
(Rutaceae	Rutaceae.)	
	Stackhousiaceae!	
(Aizoaceae.)		(Nyctagineae.)
Thelygonaceae!		Vochysiaceae!
	Tremandraceae!	Trigoniaceae!
		Tropaeolaceae!
		Limnanthaceae!
(Dipterocarpaceae)	Dipterocarpaceae.	Marcgraviaceae!
Chlaenaceae!		
Resedaceae!		
Cistaceae	. . . .	(Cistaceae.)
(Nepenthaceae)	Nepenthaceae.	Sarraceniaceae!
	(Schizandraceae.)	
		Batidineae.
		Leitneriaceae!
	Casuarinaceae.	Lacistemaceae!
	Balanopideae!	

Es sind also hier 64 von der Gesammtzahl 240 phanerogamer Ordnungen aufgeführt, welche vorwiegend oder ausschliesslich einem oder zwei Continentaldritttheilen der Erde angehören; von diesen sind

unter Afrika aufgeführt 22 Ordn., aber 12 die zugleich noch asiatisch oder amerikanisch sind,

unter Asien aufgeführt 25 Ordn., aber 11 die zugleich noch afrikanisch oder amerikanisch sind.

unter Amerika aufgeführt 31 Ordn., aber 5 die zugleich noch afrikanisch oder asiatisch sind.

Im Ganzen sind also 50 Ordnungen auf nur einen Continentaldrittheil, entweder Afrika, oder Asien, oder Amerika, immer mit Ausschluss des circumpolar sich erstreckenden nordischen Florenreichs beschränkt und hier in den borealen Subtropen, oder in den Tropen, oder in den australen Subtropen verbreitet; von diesen Ordnungen kommt der grössere Antheil (26 Ordnungen) auf Amerika allein, 24 Ordnungen auf die Tropen und Subtropen der Alten Welt zusammengenommen.

Von diesen 64 Ordnungen spielen nicht sehr viele eine erheblichere Rolle in der Gesammtflora ihrer Länder, nämlich die Bromeliaceen in Amerika, die Pandanaceen in den gerontogäischen Tropen, vielleicht noch die Restiaceen in den gerontogäischen Australfloren unter den Monocotyledonen, die Stylidiaceen und Epacridineen in Australasien, die Mesembryaceen in Australafrika, die Cactaceen im ganzen tropischen und besonders subtropischen Amerika, die Rutaceen in den australen Florenreichen der Alten Welt, die Dipterocarpaceen in Indien, und noch die Cistaceen im borealen Afrika unter den Dicotyledonen; Gymnospermen gehören überhaupt nicht hierher.

Vergleichen wir die Zahlen der für die Continentaldritttheile charakteristischen Ordnungen (pag. 478) angegebenen für die einzelnen Florenreichsgruppen, so finden wir die letzteren erheblich grösser, zumal die der tropischen Charakterordnungen. Es geht also daraus hervor, dass unter Anlegung des Maasstabes vom Besitz eigenthümlicher Ordnungen eine schärfere Scheidelinie zwischen den tropischen, australen und borealen Florenreichen hindurchgeht, als zwischen Afrika, Asien und Amerika innerhalb deren Tropen und Subtropen. Dieses Urtheil wird durch die Vertheilungsweise der Unterordnungen, Tribus und grossen Gattungsgruppen auch in den 92 Ordnungen von allgemeinerer Verbreitung, auf welche hier näher einzugehen der Raum verbietet, durchaus bestätigt, ja es fallen alsdann die borealen, tropischen und australen Unterschiede noch um so mehr auf, als ja diese 92 allgemeiner verbreiteten Ordnungen in den meisten Florenreichen die Hauptcontingente der Flora zu stellen pflegen (z. B. Gräser und Cyperaceen, Orchideen, Asteraceen und Rubiaceen etc.), während sie als »weiter verbreitete« in dieser die Ordnungen betreffenden Untersuchung nicht aufzuführen waren.

Indem also zunächst eine Dreitheilung der Erde durch Linien, welche mit Breitenkreisen annähernd zusammenfallen, vollzogen wird, und hernach eine zweite Dreitheilung der Erde durch meridionale, in den Oceanen mitten zwischen die grossen Continente fallende Linien senkrecht auf den ersteren, wird die ganze Masse von Ländern und Inseln in 9 Theile zerschnitten, welche schon aus der Vertheilungsweise der Ordnungen sich als die Kernpunkte von ebensoviel Florenreichen zeigen. Dass die Zahl der hier (und früher in den »Florenreichen«) angenommenen Reiche grösser ist, nämlich 14 beträgt, beruht darauf, dass diese

angedeuteten Hauptschnitte noch längst nicht alle sich entwickelt habenden Florenverhältnisse völlig scheiden. Nämlich zunächst ist sowohl im höheren Norden als im Süden ein neuer, einem Breitenkreise annähernd parallel laufender Schnitt hinzuzufügen, der je ein neues eigenartiges Florenreich, das eine vom borealen und das andere vom australen Charakter, hinzugefügt hat, in welchem alle Reste alter Tropenflora durch die neuen Florenelemente der jüngeren Tertiärperiode in höheren Breiten ersetzt sind; es sind dies das »Nordische« und das »Antarktische Florenreich«. Hierdurch erhöht sich die Zahl von 9 auf 11; die noch fehlenden drei Florenreiche kommen aber auf die Weise heraus, dass unter den borealen Gebieten in der Alten Welt Inner-Asien als ein besonderes Reich abzutrennen ist, während Ost-Asien das eigentliche subtropisch-boreale Anschlussreich an die asiatischen Tropen darstellt; dass ferner die afrikanischen Tropen ausser dem grossen Continentalreich das kleinere ostafrikanische Inselreich umfassen, und dass endlich Neu-Seeland, wie oben (pag. 449) ausführlicher besprochen wurde, in eigenthümlicher Mittelstellung seiner Charaktere zu einem, allerdings auf endemische Gattungen nur recht schwach gestützten Convenienz-Florenreich gemacht werden musste, wenn man nicht die der Tropenflora verwandten Bestandtheile seiner Flora als indisch, einige andere Elemente als australisch, und endlich das Hauptelement der Südinsel und der Hochgebirge als antarktisch bezeichnen will, wie es vom analytischen Standpunkt der Pflanzengeographie wohl zu billigen ist.

So erscheint bei der, auf die gesonderte Entwicklung eigener Sippen von hohem systematischen Range gestützten Florenreichs-Eintheilung der Erde ein ganz anderes Bild, als es die gewöhnliche Erdeintheilung liefert, indem beim Nordpol beginnend zunächst die nördlichen Gebiete aller Continente zu einem einzigen, gemeinschaftlichen Florenreich verschmolzen werden, der dann noch übrige Theil Süd-Europa's floristisch als nördliche Fortsetzung Afrika's mit Anschluss von Arabien und West-Asien zu betrachten ist, und ebenso Australien nebst Neu-Seeland nicht im Range eines fünften Continents, sondern als südliche Fortsetzungen Asiens, speciell des indischen Tropenreiches, auftreten; im Süden tritt dann circumpolar, aber in weit geringerer Ausdehnung als im Norden, ein neues gemeinsames »antarktisches« Erdstück hervor. So haben wir demnach ein nördliches gemeinsames Erdstück und ein südliches, zwischen beiden eine nach der oft genannten Dreitheilung in Afrika, Asien und Amerika zerfallende grosse Erdmasse, welche jedes Mal im Norden ein boreal-subtropisches, im Süden ein austral-subtropisches, und inmitten ein tropisches Florenreich abgegliedert enthält; in der besonderen geographischen Entwicklung hat es begründet gelegen, weshalb Inner-Asien, die ostafrikanischen Inseln, und Neu-Seeland mit mehr oder minder grossem Rechte, aber immer mit geringerem Rechte als die genannten Hauptstücke, ausserdem noch den Charakter besonderer Florenreiche sich erworben haben.

Dies ist ein Ersatz der alten geographischen Continentbildung durch eine Florenabgrenzung, welche tief im Wesen der in ihnen zusammengefassten Länder begründet liegt; sie ist in dieser Zusammenfassung ebenso, aber in minder zweckmässiger Form ausgedrückt, schon als Schlussresultat der früheren Specialabhandlung[1]) angegeben worden.

[1]) Florenreiche der Erde, a. a. O. pag. 71.

III. Abschnitt.

Die biologische Pflanzengeographie als Theil der physikalischen Geographie.

Die Thatsache, dass die Florenkataloge verschiedener Länder in Hinsicht auf die darin verzeichneten Pflanzenarten ein so ausserordentlich verschiedenes Ansehen haben, an Inhalt so sehr von einander abweichen, ist in den beiden vorigen Abschnitten zum leitenden Gesichtspunkt erhoben und auf bestimmte Principien der Wissenschaft zurückgeführt. Von erklärenden Gründen ist dabei nur die eigenartige geologische Weiter-Entwicklung ferner Länder genannt; also, wenn das Capland und Spanien oder West-Australien nicht durch so weite und für Pflanzenwanderung fast unüberschreitbare Räume von einander getrennt wären, wenn sie durch regelmässig wirkende Uebertragungsagentien und besonders auf bestehenden Landbrücken ihre eigenartigen Erzeugnisse hätten in Austausch bringen können, so ist kein Zweifel, dass die Florenkataloge derselben Länder ganz unvergleichlich mehr identische oder nahe verwandte Sippen aufweisen würden, als es jetzt der Fall ist. Damit ist aber noch nicht erklärt, weshalb wohl überhaupt die an getrenntem Ort so ungleich aussehenden Floren sich so eigenartig entwickeln mussten, denn die Entfernung allein bewirkt ja als leitende Ursache nur die Verbindung mit ganz anderen Entwicklungsquellen und ganz verschiedene Wanderungsmöglichkeiten; aber abgesehen von diesen, immer wieder auf die geographische Lage in alter und jüngerer Zeit zurückgreifenden Umständen, sind es örtliche Verhältnisse gewesen, welche die eigenartige Entwicklung besonderer Floren zur Folge hatten, und diese sind zu suchen in dem an jedem Orte herrschenden Klima in Verbindung mit dem orographischen Aufbau des Landes und mit der durch alle organischen Mitbewohner eben dieses Landes bedingten Lebenslage für die Möglichkeit eigener Entfaltung und Samenvermehrung der Pflanzen.

Das Klima sehen wir überall als mächtigsten Hebel eigenartigen Pflanzenlebens auftreten, allerdings in innigster Verbindung mit dem orographischen Aufbau jedes Landes, da ja das Klima selbst in Hinsicht auf Temperaturen und Niederschlagsvertheilung von jenem abhängig ist und daher ohne Beziehung auf die Architectur eines Landes gar nicht gedacht werden kann; denn nur die Vertheilung der jährlichen Lichtperiode ist unabhängig davon.

Unter »Klima« verstehen wir die Gesammtheit der meteorologischen Erscheinungen, welche den mittleren Zustand der Atmosphäre an irgend einer Stelle der Erdoberfläche charakterisiren. — Hann, Handbuch d. Klimatologie, pag. 1.

Indem nun die geologische Entwickelung der Continente neben der allmählichen klimatischen Aenderung der gesammten Erdoberfläche auch durch geänderte Vertheilung von Land und Wasser, durch Hebung grosser Gebirgsketten und Entstehung weiter Wüstenflächen von gewaltigen, auf einzelne kleinere Gebiete beschränkten klimatischen Umwälzungen begleitet war, ist der Verfolg der geologischen Florenentwicklung zugleich auf die untrennbar damit verbundenen klimatischen Umänderungen hingewiesen, und das Klima behält als pflanzengeographischer Factor nicht nur seinen alten, seit Humboldt zugestandenen, sondern noch durch Zurückgreifen auf die alten Klimate einen erhöhten Werth.

Schon im ersten (allgemeinen) Theile dieser Abhandlung, ist daher unausgesetzt von der Wirkungsweise des Klimas die Rede gewesen, und es zeigt sich, wie unnöthig die Entgegnungen von Seiten jener sich nur auf die »Klimatologie« stützen wollenden Pflanzengeographen als Gegner geologischer Begründung waren

und sind, da die auf die geologische Entwickelung der Continente sich stützenden Erklärungen zugleich deren periodenweis sich änderndes Klima mit in das Auge fassen, obgleich natürlich unser Wissen in Bezug darauf oft nur durch Muthmaassungen darüber zu ersetzen ist.

Das Klima setzt der Ausbreitung jeder Pflanzensippe ein ziemlich bestimmtes, nur langsam im Laufe grösserer Zeiträume abänderliches Ziel, da die »Acclimatisation«, d. h. die Anpassung eines bestimmten Pflanzenlebens an andere klimatische Verhältnisse, nicht *in infinitum* sich weiter vollzieht. Lichtvertheilung, Wärme-, Niederschlagsmenge im Boden, Feuchtigkeit der Luft, Schwankung von Wärme und Wassermenge im Laufe des einzelnen Tages, der Jahreszeiten: das sind in Zusammenwirkung mit dem Substrat der Pflanze die einzelnen klimatischen Factoren, von denen jeder einzelne eine zahllose Menge von Abänderungen in seiner Wirkungsweise besitzt, und eine einzelne dieser Abänderungen genügt, um der Möglichkeit für eine bestimmte Pflanzenvegetation ein Ende zu machen.

Wie die »Flora« der Inbegriff aller Pflanzensippen in einem bestimmten Ländergebiet mit Rücksicht auf ihren systematischen Charakter ist, so der der »Vegetation« in Hinsicht auf ihre biologischen Charaktere und ihre Entfaltung in dieser oder jener Weise unter dem Einflusse des Klimas, des orographischen Landaufbaues, und der durch die organischen Mitbewohner bedingten Lebenslage.

Wir sehen beispielsweise tropische Wasserpflanzen in unseren nordischen Gewächshäusern im Winter absterben, weil sie die trüben Wintertage nicht zu ertragen vermögen und nicht befähigt sind, die nöthige Assimilation oder andere Processe der Ernährung und auch des Wachsthums unter solchem Himmel zu leisten. Keine der Tropenvegetation entstammende Pflanze vermag Frost zu ertragen, weil derselbe sie so wie so ohne Schutzeinrichtungen antrifft. Unsere im Winter blattabwerfenden Bäume dagegen haben diese Schutzeinrichtung, welche auf einen bestimmten Niedergang der Temperatur rechnet, und sie vermögen nicht im gleichmässig feuchtheissen Tropenklima auszudauern. Die trockene Hitze eines einzigen Sommertages vermag einen Baumfarn zu zerstören, der in der feuchteren gemässigten Wärme eines oceanischen Küstengebietes aufgewachsen ist. Dies sind ein paar Beispiele[1]) aus einem Gebiete, welches im Allgemeinen jetzt durch jedes Lehrbuch der Pflanzenphysiologie bekannt geworden ist, dagegen mit Rücksicht auf specielle Vegetationskenntniss in den einzelnen Florenreichen noch der Bebauung harrt und eine unerschöpfliche Fundgrube für ernste Forschung zu werden verspricht. Es handelt sich bei der speciellen Bearbeitung dieses hochinteressanten Arbeitsfeldes um die Erklärung der biologischen Eigenthümlichkeiten aller durch das besondere Klima und die besonderen Standortsverhältnisse bedingten Vegetationsweisen.

Diese »Vegetationsweise« ist nicht jene Aeusserung morphologischer Eigenschaften, welche, streng vererbbar, erst in Erdperioden sich ändern kann und mit dem systematischen Charakter der Sippen hohen Grades zusammenfällt, obwohl man einräumen muss, dass die Aenderungen der Vegetationsweise langsam und allmählich auch auf die Aenderung der systematischen Charaktere abzielen müssen; die Vegetationsweise ist ein Charakter leichterer Art, dessen Correlation

---

[1]) Eine sehr viel grössere Zahl von Beispielen ist von mir zusammengestellt in meiner Habilitationsvorlesung: »Die Anwendung physiologischer Gesetze zur Erklärung der Vegetationslinien«; Göttingen 1876.

zu Klima und Standort direct zu verstehen ist, der in kürzeren Zeiten Abänderungen unterworfen sein kann, der bald aus diesem, bald aus jenem Organ seiner morphologischen Grundlage eine biologische Anpassung neuer Art macht. So werden beispielsweise Sträucher, durch lange Winterzeiten gezwungen, zur Vegetationsweise von kriechenden Halbsträuchern vorschreiten und dabei in Hinsicht auf die Bewohnbarkeit solcher durch lange Winter ausgezeichneter Gebiete einen wirklichen biologischen Fortschritt bewirken; dies Beispiel gilt von den hocharktischen und alpinen *Salix*-Arten. Bei dieser geänderten Vegetationsweise braucht der einheitliche systematische Charakter nicht verloren zu gehen: auch die kriechenden Polarweiden gehören mit vollem Recht zur selben Gattung *Salix*. Aber das sieht man leicht ein, dass auf diese Weise leicht Anstösse auch zur Bildung neuer systematischer Sippen gegeben werden, was sich in dem angewendeten Beispiele darin ausspricht, dass die Polar- und Alpenweiden schon im Range eigener Sectionen der grossen Gattung *Salix* stehen. Es wäre ja auch überaus verfehlt, wollte man die systematischen und biologischen Charaktere einer Sippe für etwas ständig Verschiedenes halten; sie machen beide die innerste Natur derselben aus und unterscheiden sich nur dadurch von einander, dass die systematischen Charaktere in langen Perioden von Generationen erworbene morphologische Axiome sind und eine directe Erklärung ihres Vorhandenseins nicht zulassen, während die biologischen Charaktere Stück für Stück der experimentellen und anatomischen Physiologie gegenüber als nothwendig und durch die vorhandene Lebenslage bedingt und von ihr so oder in ähnlicher Weise gefordert auftreten.

Während daher die systematische Forschungsweise auch in geographischer Beziehung contemplativ ist, reizt die biologische durch die Möglichkeit eines Verständnisses dieser Züge der Natur. Schon der Laie, dem die Verschiedenheit der Systemordnungen in den verschiedenen Florenreichen entweder unbekannt ist oder gleichgültig oder unbegreiflich erscheint, fühlt mit Sicherheit die Correlationen heraus, welche das Klima und die Standorte an Grönlands Küsten, in den deutschen zum Herbst sich entblätternden Wäldern, in dem immergrünen Tropenwalde, in der brennendheissen, und der schattenspendenden Vegetation entbehrenden Wüstensteppe mit dem Pflanzenleben verbinden, Correlationen, deren Erklärungen höchst einfach zu sein scheinen, die aber dann doch beim tieferen Hineingehen in die einzelnen Fragen durch die Complication vielerlei Umstände überraschen. Auch die Wissenschaft hat sich diese Fragen oft leichter vorgestellt als sie sind, besonders indem sie glaubte, immer mit der Berücksichtigung der Temperaturen und höchstens noch der Niederschlagsverhältnisse zu Erklärungen ausgerüstet zu sein, weil deren Wirkungsweise die grossen Züge des Vegetationsbildes der Erde allerdings beherrscht. Dadurch entsteht aber im Einzelnen der Fehler, die Bedürfnisse einer Pflanze durch eine bestimmte Portion Wasser und ein an einem dazu hergerichteten Thermometer abgelesenes Wärmequantum für hinreichend erklärt zu halten, obwohl — wie eben gesagt — eine derartige Complication vieler Verhältnisse vorhanden zu sein pflegt, dass Temperatursummen, wie sie die »Phänologie« vielfach zur Erklärung verschiedener Aufblühzeiten derselben Pflanzen in verschiedenen Klimaten anwendet, nur ein dürftiges Schema geben von dem, was man wirklich zu wissen erstrebt.

Die Temperatur nämlich, indem sie — als der Sonnenquelle entstammend — zugleich als ein Durchschnitts-Maasstab für die Lichtfülle einer einzelnen Tages- oder Jahreszeit gelten kann, zerfällt selbst wiederum in eine so grosse Anzahl

von wirkenden Momenten, dass die Angaben irgend eines Thermometers niemals das ausdrücken können, was das Leben verschiedener Pflanzen bewegt oder innehält. Bald haben dieselben eine mit hoher Temperatur als nebensächlicher Wirkung verbundene directe Insolation nöthig, um kräftig assimiliren oder Blüthen entfalten zu können; bald ertragen sie niedere Temperaturen mit Leichtigkeit, wenn sie nur durch darauf folgende hohe ausgeglichen werden; bald sind ihnen sowohl die niederen als die hohen sehr empfindlich und sie wünschen ein beständiges Gleichmaass einer mittleren Temperatur; bald ist ihnen ein solches Gleichmaas unerträglich, und sie verlangen nach starker Sonnenhitze, welche nothwendiger Weise von entsprechender nächtlicher Abkühlung gefolgt wird; finden sie diese Temperaturen nicht, oder wird nur einmal ein bestimmtes äusseres Maass der sich immer zwischen bestimmten Grenzwerthen abspielenden Vegetationsprocesse überschritten, so tritt Vegetationsstillstand, wenn nicht der Tod, ein. Gleichzeitig mit solchen Temperaturbedürfnissen treten die sehr viel schwieriger experimentell feststellbaren der Beleuchtung zur Tageszeit auf, und gleichzeitig wird ihre ganze Vegetation durch die Transspirationsenergie, abhängig von der relativen Feuchtigkeit der Atmosphäre und dem vom Erdreich absorbirten Wasser, in nothwendig enge Gleise hinübergeführt. Alle diese Umstände wirken nun noch sehr verschieden auf verschiedenem Boden, da derselbe ein verschiedenes Absorptionsvermögen für Wasser und eine verschiedene Erwärmungsfähigkeit besitzt und an die Pflanze sehr verschiedene Nährstoffquantitäten abgeben kann, von denen zwar ein gewisses Maass überall gefordert wird, doch deren Mangel oder Ueberfluss bald eine leichtere Empfindlichkeit, bald grössere Widerstandsfähigkeit gegen klimatische Wirkungsweisen zur Folge hat.

Sind diese einzelnen Kräfte und Beeinflussungen zwar einzeln dem Experimente zu unterwerfen, aber schon in ihrer in der Natur vorhandenen Zusammenwirkung schwierig abzuwägen, so stehen noch grössere Schwierigkeiten den Erklärungen gegenüber, welche die Lebenslage einer einzelnen Pflanze durch ihr Beisammensein mit anderen Organismen und Hingewiesensein auf deren Mithülfe nöthig macht. Nur selten steht eine Pflanze für sich allein an ihrem Standort; in der Regel hat sie gleiche oder ungleiche Genossen zur Seite, über oder unter sich, welche nicht nur durch die Concurrenz um den Standort ihr Leben beeinflussen, sondern durch ihre eigene organische Thätigkeit, z. B. durch Schattenwerfen, durch Ansammeln oder Aufsaugen von Wasser, durch Bildung einer andern Bodenkrume als ursprünglich dort war, wesentliche Aenderungen in demselben hervorrufen. Standorte von Stauden im Laub- oder Nadelwalde, Platzgewähr an Epiphyten auf hohen Bäumen in belichteten Räumen, das Kriechen von Moor-Stauden im Sumpfmoose, das sind Beispiele für die hier gemeinte Abhängigkeit. Und endlich stehen alle Phanerogamen hinsichtlich ihrer Befruchtung und der Ausstreuung der Samen, welche doch auch wesentliche Züge ihrer Biologie sind, zum Theil wenig, zum Theil sehr stark in Abhängigkeit von Insecten oder anderen Thieren, oder von der Regelmässigkeit herrschender Winde. Die Entfaltung grosser Blumen im hohen Norden oder in Hochgebirgsregionen mit spärlicher Insektenwelt, die Entwickelung kleiner Blüthensträusse mit viel Nectar an vielen tropischen Bäumen, die Reifung saftiger Beeren zum Zweck der Dissemination, sind hier wiederum Beispiele für dieses Abhängigkeitsverhältniss.

In manchen Ländern neigt die Flora unzweideutig zur Bildung grosser Blumen oder überhaupt »floraler Schauapparate« als Anziehungsmittel der blumenbesuchenden und befruchtenden

Insecten, in anderen sehr viel weniger. Als eine der letzteren Floren galt immer die von Neu-Seeland: die auffällige Armuth an grossen, schön gefärbten und andererseits an wohlriechenden Blumen wurde in Beziehung zu einer ebenso auffälligen Armut der Insectenwelt gesetzt; (vergl. WALLACE, Geograph. distribution of Animals, I., 462—464.) Es scheint nun allerdings nach neueren Untersuchungen, als ob die Armuth weder in dem einen noch in dem anderen Sinne so auffällig wäre, wie man früher annahm, doch bleibt wohl die Hauptsache als richtig bestehen und erklärt sich vielleicht dadurch, dass an Stelle der blumenbesuchenden Bienen und Wespen besonders Zweiflügler mit anderen Lebensgewohnheiten eine Befruchtungsrolle für die neuseeländische Vegetation spielen (Transactions and Proceedings of the botan. Society in Edinburgh, XIV. 91—105; Geograph. Jahrbuch X. 194.)

Man darf nicht sagen, dass in allen diesen Dingen der Biologie das System an sich keine Rolle spiele; unter allen wechselnden Lebensverhältnissen werden immer gewisse Systemklassen oder Ordnungen die bevorzugten oder die am meisten ausbreitungsfähigen sein, weil sie am ehesten mit ihrem hereditären morphologischen Aufbau jene Anpassungserscheinungen ausführen können, zu denen sie unter einem bestimmten Klima und an bestimmten Standorten berufen sind. Wäre dies nicht der Fall, so würden wir unerklärlich finden müssen, was thatsächlich ziemlich begreiflich ist, dass gerade die monokotyledonen Ordnungen in so grosser Ueberzahl Charakterordnungen der Tropen, nur eine dagegen eine solche der borealen Floren geworden ist, weil nämlich die freie Entfaltung des monokotylen Wuchses ein gleichförmig warmes Klima verlangt. So können wir uns vorstellen, wie im Laufe der Erdperioden Klima, Standort und allgemeine Lebenslage in den verschiedenen Florenreichen eine Auslese verschiedener Ordnungen schaffen mussten.

Dieses vorausgeschickt darf man nun aber hinzufügen, dass die Vegetationsweise selbst nicht direct mit der systematischen Stellung einer Pflanze zusammenhängt, sondern dass es in Bezug auf erstere nur auf die Schmiegsamkeit des Organismus ankommt, um das zu leistende zu leisten.

Ob eine Ordnung gleichzeitig in Baumform und in Gestalt perennirender Stauden, ob sie nur als mehr- oder auch als einjährige Gewächsformen sich zu präsentiren vermag, ist von vornherein gar nicht zu entscheiden und könnte billiger Weise von allen reicher entwickelten Ordnungen vorausgesetzt werden, ist aber nicht der Fall. Physiologische Blattlosigkeit zum Verdunstungsschutz und Hineinlegen der Assimilationsthätigkeit in die Stengelorgane kommt weit zerstreut durch alle Systemklassen vor, findet sich z. B. bei *Juncus*, bei *Spartium*, bei *Cactus*, und *Casuarina*; eine Orchidee hat dafür als Epiphyt verstanden, in ihre Luftwurzeln die Assimilationsthätigkeit hineinzulegen. Ausdauernde Knollen bildet *Dioscorea*, *Crocus*, *Oxalis*, *Solanum* und viele andere Ordnungsrepräsentanten; doch sind allerdings die unterirdischen Zwiebelbildungen selten und in richtiger Entwicklung auf die *Coronariae* unter den Monokotylen beschränkt. Die Lage der Spaltöffnungen, ihre Zahl und Einsenkung in die Epidermis, wechselt je nach Bedürfniss der Art. Grosse und kleine Blüthen, mit Wind- oder Insectenbestäubung gehen untermischt durch alle Klassen der Angiospermen. — Diese Anführungen sollten zeigen, dass die Vegetationsweise nicht in fester Form mit dem Systemcharakter zusammenhängt.

Es ist nun möglich und liegt nahe, auf Grund hervorstechender Züge in der Vegetationsweise ein neues, so zu sagen biologisches System des Pflanzenreiches zu entwerfen, welches unabhängig von dem auf morphologische Charaktere begründeten System, dem »Pflanzensystem« schlechthin, die biologischen Charaktere der Pflanzen allein in das Auge fasst und also ebenso, wie in einer einzelnen morphologischen Systemklasse Holzpflanzen und Kräuter, Knollenpflanzen, schwimmende Wasser- und aufrecht wachsende oder windende Landpflanzen mit einander vereinigt sein können, in diesen biologischen Klassen von bestimmtem

Anpassungs-Charakter die Gewächse aus allen möglichen Ordnungen mit einander vereinigt. Wie das morphologische System aus »Sippen« verschiedenen Grades besteht, so setzt sich dieses biologische System aus einzelnen nach verschiedenen Graden unter- und nebengeordneter »Vegetationsformen« zusammen, deren oberste Zusammenfassungen (entsprechend den Hauptabtheilungen des morphologischen Systems) »Vegetationsklassen« genannt werden mögen.

Die Principien einer solchen biologischen Classification, welche bisher noch nicht mit Glück durchgeführt worden ist und auch von Europa aus nicht treffend gemacht werden konnte, sind nicht schwierig zu fassen; die Hauptgefahr, an welcher auch die früheren Versuche solcher classificirender Uebersichten unter dem Namen von »pflanzenphysiognomischen Formen« oder »Vegetationsformen« meiner Ansicht nach gescheitert sind, liegt darin, dass feststehende Ordnungen des morphologischen Systems mit diesen biologischen wie selbständig vermengt werden. Es giebt ja gewisse Ordnungen, z. B. Gräser, Palmen, nadeltragende Coniferen, welche so im Allgemeinen betrachtet immer an den Orten, wo sie sich finden — und es sind dieser Orte sehr viele — die gleiche oder wenigstens eine ähnliche Vegetationsweise zeigen, so dass der Ordnungsbegriff und die von den dazu gehörenden Sippen abgeleitete Vegetationsweise bei oberflächlicher Betrachtung sich decken. Es ist aber dennoch nicht der Fall; die Zwergpalmen in der atlantischen Flora oder im heissen Arizona, die hohen Säulenpalmen des Amazonas, die kletternden Rotang bilden drei verschiedene Vegetationsweisen der Palmen, indem die letztere Abtheilung den Lianen aus den Dikotylen sich zugesellt, wenn auch wiederum als eigene Vegetationsform. Von den immergrünen Coniferen weit verschieden in ihrer Vegetationsweise sind die blattwechselnden Lärchen, welche in dieser Hinsicht vielmehr den dikotylen Amentaceen als den immergrünen Kiefern oder Tannen gleichen.

Diese Beispiele sollen das missliche eines Verfahrens zeigen, welches die morphologische Classification mit der biologischen zusammenwirft und wenigstens für die letztere kein abgerundetes Bild entwirft. Man muss sich dabei an den Gedanken gewöhnen, dass in der Lebensweise auch weit entfernte Systemgruppen übereinstimmen können, und dass also z. B. manche dikotyle untergetauchte Wassergewächse in dieser Hinsicht viel eher mit Süsswasser-Tangen, als mit ihren auf dem Lande vielleicht in trocknen Wüsten lebenden Ordnungsgenossen verglichen werden können. Auch von den anatomischen Charakteren verdienen natürlich bei dem Entwurf einer biologischen Classification nur diejenigen volle Beachtung, welche auf die specielle Erhaltung der Pflanze am gegebenen Standorte directen Bezug nehmen und nicht, wie die übrigen morphologisch-systematischen Charaktere, einer directen Erklärungsfähigkeit zu diesem Zwecke entbehren.

Im Folgenden mag versucht werden, die hauptsächlichsten Vegetationsklassen einer solchen biologischen Eintheilung zusammenzustellen, wobei indess nicht auf die dazu gehörenden einzelnen »Vegetationsformen« selbst eingegangen wird, dies hingegen einer später an anderem Orte erscheinenden besonderen Abhandlung vorbehalten bleibt, weil diese Abhandlung nicht soweit in biologische, mit der Physiologie und physiologischen Anatomie in Bd. II des »Handbuchs« in Einklang zu setzende Einzelfragen hineingehen soll.

Entwurf einer biologischen Eintheilung der Gewächse.

I. Holzpflanzen, mit Belaubung von zarten oder lederartigen Blättern.

a) Im Erdboden wurzelnd, autotroph und als selbständige aufrechte Stämme oder Gebüsche: Bäume und Sträucher.

Es mag hier in Kürze die weitere biologische Eintheilung dieser beiden grossen Vegetationsklassen angedeutet werden: Sie gliedern sich am natürlichsten nach der aus einer fortwährend thätigen Gipfelknospe stets erneuerten immergrünen Laubkrone (Schopfbäume), und nach dem aus vielen zerstreuten End- und Seitenknospen der Zweige sich regenerirenden Laube (Wipfelbäume); letztere zerfallen in immergrüne und solche mit periodischem Laub, von diesen die letztere Abtheilung in sommergrüne und in regengrüne Bäume je nach der Ursache der Entlaubung in Winterkälte oder in periodischer Dürre. — Aehnlich die Sträucher.

b) Im Erdboden (selten epiphytisch) wurzelnd, kletternd und schlingend an Holzgewächsen der vorigen Klassen: Lianen.
c) Im seichten Meeresgrunde wurzelnd: Mangroven.
d) Nicht autotroph: Holzparasiten.

II. Blattlose Holzpflanzen (d. h. Pflanzen ohne die Hauptmasse der Assimilation leistende Laubblätter).
a) Verzweigung unterdrückt oder durch seltenere Stammtheilungen ersetzt, Blätter fehlend: Stamm-Succulenten (z. B. Cacteen, fleischige Euphorbien).
b) Verzweigung regelmässig, Blätter abfällig, Stamm mit glatten oder verdornten Zweigen: Blattlose Gesträuche.

III. Blattwechselnde oder immergrüne oder seltener blattlose (und dann den Stamm-Succulenten entsprechende) Halbsträucher.

IV. Den Holzgewächsen ähnliche (zuweilen am Grunde niedere Stämmchen bildende) oberirdisch durch viele Vegetationsperioden ausdauernde und die Fructification vorbereitende, autotrophe und gross beblätterte Kräuter.
a) In der Erde wurzelnd, mit zarten oder dickfleischigen Blättern: Rosettenträger (z. B. Farne, Bananen) und Blatt-Succulenten (z. B. Agaven).
b) Epiphyten. SCHIMPER gab eine biologische Eintheilung derselben im Botan. Centralblatt 1884.

V. Hapaxanthische oder redivive Gewächse[1]), autotroph und durch Chlorophyll führende Laubblätter assimilirend, mit Dickenwachsthum von nur 1—2 Vegetationsperioden an den laubtragenden oder fructificirenden Trieben, oder ohne Dickenwachsthum.
a) Im Erdreich keimend und dort wurzelnd.
α) Aus Sporen keimend, ohne Verdunstungsschutz in den Blättern: Moose.
β) Aus Samen (seltener aus Sporen) keimend, mit Verdunstungsschutz.
† Redivive, in jeder Vegetationsperiode sich neu verjüngende Gewächse: Stauden.
†† Hapaxanthische Gewächse: Zwei und Einjährige Kräuter.
b) Im süssen Wasser keimend und unter Wasser wurzelnd, seltener wurzellos schwimmend:
Süsswassergewächse. In SCHENCK's »Biologie der Wassergewächse«, 1885, ist eine biologische Eintheilung dieser Vegetationsklasse enthalten.
c) In Oceanen lebend und unter Wasser angeheftet, selten frei schwimmend:

---

[1]) Ueber diese Ausdrücke vergl. das in der »Morphologie,« Bd. I, pag. 64 Gesagte, wo zugleich Andeutungen über weitere mit dem morphologischen Aufbau zusammenhängende Eintheilungen mancher dieser Vegetationsklassen in der dort getroffenen Eintheilung enthalten sind.

Seewassergewächse. Wenige Phanerogamen, aber die Hauptmasse der Algen, Florideen und viele Bacillariaceen.

VI. Autotrophe, ohne Laubblätter assimilirende, in der Erde oder auf nacktem Fels wurzelnde, oder epiphytisch vegetirende Gewächse: Flechten.

Es ist hier nicht von dem systematischen Begriff der Lichenen die Rede, obwohl es vielleicht keine anderen Gewächse als Lichenen giebt, die diese biologische Abtheilung ausfüllen. Bei der sehr eigenthümlichen Vegetationsweise der Lichenen ist es nicht wohl möglich, dieselben mit den Stauden zu verbinden, was mit den Farnen, Lycopodien und anderen nicht phanerogamen Gewächsen in biologischer Beziehung recht wohl der Fall ist.

VII. Parasitische und saprophytische Gewächse ohne Chlorophyll führende Laubblätter.

a) Aus Samen keimend: Parasiten, Saprophyten.

b) Aus Sporen keimend: Pilze.

Wegen des abweichenden Verhaltens der Vegetationsorgane vor der Fructification, nicht wegen der verschiedenen Systemstufen, sind auch hier die Pilze von den ähnlich lebenden Phanerogamen getrennt.

Die Entwickelung einer solchen biologischen Eintheilungsweise ist in der früheren Zeit der Ausbildung der Pflanzengeographie als eines besonderen Wissenschaftszweiges derartig gewesen, dass allerdings eine Vermischung des biologischen und morphologischen Systems nahe lag, obwohl sie, wie gesagt, nach Möglichkeit zu vermeiden ist. HUMBOLDT nannte in der Absicht, sich ihrer bei der Schilderung der Flora verschiedener Länder zu bedienen, 15 »physiognomische Formen,« d. h. beinahe lauter grosse Ordnungen, welche ebensowohl systematisch hohe Bedeutung haben, als sie sich durch eine ziemlich gleichmässige und von einander oft abweichende Vegetationsweise auszeichnen, endlich auch als gesellige Pflanzen sich bei der Beobachtung in den Vordergrund drängen, wie ja immer für den Geographen die gemeinsten Gewächse die wichtigsten sein müssen. Als im Verlauf der Wissenschaft eine eingehendere Schilderung der Landschaften versucht werden musste, wurden die physiognomischen Formen HUMBOLDT's vermehrt, von GRISEBACH bis auf 54 und in einer späteren Abhandlung bis auf 60. Indem nun unter diesen vermehrten Typen wirkliche biologische Charakterformen (wie mit Knollen oder Zwiebeln perennirende Gewächse, Lianen etc.) ohne systematischen Inhalt, mit morphologischen Typen von hervorragender Bedeutung (wie Palmen, Coniferen etc.) gemengt erschienen, entstand jener physiognomische Wirrwarr, mit dem weder der classificirende Florist noch der nicht morphologisch denkende Biologe etwas anfangen konnte, und wo also auch Versuche in so schön biologisch angelegten Arbeiten, wie sie z. B. TSCHIRCH mit der Untersuchung über die Beziehungen des Blattbaues zu Klima und Standort im Anschluss an GRISEBACH's Typen lieferte, in dieser Hinsicht ganz erfolglos sein mussten (vergl. Botan. Zeitg. 1882, pag. 326—328).

Dass überhaupt so etwas eintreten konnte, lag in jener zuweilen auftauchenden merkwürdigen Ansicht begründet, dass man in der Pflanzengeographie die Schilderung der Landschaft in einer allgemeiner verständlichen Form zu versuchen habe, als man es mit Hülfe des morphologischen Systems erreichen konnte; als wenn die »allgemeiner verständliche Form« in etwas anderem bestehen könnte, als dass man nur das Gewöhnliche heraushebt und dafür eine kurze Bezeichnung wählt, so wie es HUMBOLDT schon angebahnt und vortrefflich angewendet hat. Dann aber mag man auch gefühlt haben, dass die Pflanzengeographie nicht nur in einer systematischen Aufzählung der Florenkataloge bestehen könne, und dass die klimatische Biologie die andere Hälfte von ihr ausmache, die durch Verbindung mit der Physiologie jene andere reiche Quelle der wahrhaft organischen Forschung erschlösse! Das Streben danach, die Mittel hierzu zu finden und auch der Geographie für ihre Zwecke zu erschliessen, leitete diese Versuche, die ich nur von dem Standpunkt aus als verfehlt bezeichnen muss, als ich die Reinheit des biologischen Charakters ebenso für nothwendig halte, wie Jeder das morphologische System nur in letzter Instanz und in nebensächlichen Bemerkungen nach so hochwichtigen biologischen Merkmalen, wie z. B. Baumwachsthum und Parasitismus sind, umordnet und durch sie beeinflussen lässt. Einen letzten solchen Versuch, in dem eine Vermischung beider Gesichtspunkte enthalten ist,

lieferte Reiter in seiner »Consolidation der Physiognomik, als Versuch einer Oekologie der Gewächse« 1885 (vergl. Geograph. Jahrbuch, Bd. XI, pag. 95—98, Gotha 1886.)

Der systematische und der biologische Standpunkt soll nun in der Pflanzengeographie nicht etwa vollständig getrennt nebeneinander hergehen, sondern beide nur selbständig in ihren Grundlinien. Die Flora eines Landes mag als ihre erste Grundlage, sowie es jetzt immer geschehen ist, den systematischen Katalog nach Ordnungen, Gattungen, Arten, Unterarten und Spielarten bis in eine nothwendig erscheinende und vom Grade der Landes-Durchforschung abhängige Einzelschilderung hinein erhalten; es mögen die morphologischen Charaktere dafür lang oder kurz geschildert, oder auch nur durch Hinweis auf vollständigere Systemwerke — wie es für Lokalfloren sehr vernünftig ist — angedeutet werden. Nun erfolgt aber hiernach ein ganz anderes, viel reicheres und der lebendigen Schilderung viel mehr zugängliches Bild, indem an der Hand einer biologischen Eintheilung, sowie sie soeben in ihren rohesten Umrissen mitgetheilt wurde und wie sie mindestens durch Hinzufügung der hauptsächlichen Vegetationsformen selbst zu den einzelnen Vegetationsklassen zu vervollständigen wäre, die Flora von neuem durchgesprochen und indem auseinandergesetzt wird, welche Vegetationsformen in ihr am meisten und am mannigfaltigsten vertreten sind, und aus welchen im Klima und in den Standortsverhältnissen liegenden Gründen. In weit contrastirenden Floren ergänzen sich die Vegetationsklassen in ihrem Auftreten: die arktische Zone kennt sogar kein Baumleben mehr; die deutsche Flora kennt keine Schopfbäume, wohl aber immergrüne und sommergrüne (keine regengrüne) Wipfelbäume, keine Mangroven, kaum Lianen, keine Stamm-Succulenten, keine Epiphyten; die feuchte Tropenflora hat keine sommergrünen Wipfelbäume, sie entbehrt der Mannigfaltigkeit in der Stauden- und Flechtenvegetation, welche in nordischen Floren eine reiche Anzahl von Vegetationsformen bilden. Diese Verhältnisse sind genau zu erörtern. Indem nun aber auf die einzelnen Vegetationsformen selbst näher eingegangen wird, ist nothwendiger Weise klar zu legen, welche Träger des morphologischen Systems zugleich die Träger der biologischen Vegetationsklassen und -Formen sind, und indem hiernach der ganze systematische Florenkatalog in einen biologischen umgeordnet wird, ist die Verbindung beider hergestellt, und die Physiognomik der Flora ergiebt sich von selbst aus den vorherrschenden Vegetationsformen, repräsentirt durch einzelne an Masse hervorragende oder durch viele gleichsinnig gemischte Arten des Systems.

Auf das morphologische System stützten sich in seiner Verwendung zu pflanzengeographischen Zwecken die Florenreiche, und folglich haben diese an sich nichts mit den einzelnen Vegetationsformen und den davon abgeleiteten floristischen Charakteren zu thun, sondern dies nur dann, wenn aus in der Natur des Landes selbst liegenden — geographischen — Gründen ein einzelnes Florenreich derartig mit einem besonderen Klima versehen ist, dass dieses Veranlassung zu besonderen, in den Nachbarländern nicht vorkommenden Vegetationsformen giebt. Die Florenreiche als solche umschliessen daher in ihren Charakteren auffällige »Vegetationsformen« nur dann, wenn diese — was zufällig der Fall sein kann und mehr oder weniger immer so gefunden wird — an besondere Sippen als ihre Träger angeschlossen sind. Gerade dadurch, dass das Klima solche bestimmt charakterisirte Vegetationsformen auf enge Gebiete einschränkt, schränkt es auch die Ausbreitung der in diesen Formen auftretenden

Sippen des Systems ein und lässt die Florenreiche in einem bestimmten Vegetationsbilde erscheinen. Insofern aber dies Vegetationsbild an Ort und Stelle durch die klimatischen Bedingungen im Allgemeinen und die besonderen Standortsverhältnisse bedingt wird und, unter Auswahl der dazu tauglichen systematischen Sippen, aus letzteren das macht, was die Landschaft dem Auge als physiognomischen Typus bietet, sind diese Wechselbeziehungen zwischen Klima und Pflanzenleben zu einem neuen Gesichtspunkte in der Eintheilung der Erde zu verwenden. Die hieraus sich ergebenden Hauptheile der Erde werden Vegetationszonen genannt, stützen sich auf eine aus den speciellen Landschaftsbildern abgeleitete gleiche Erscheinungsweise der Vegetationsformen, und sind von den Florenreichen nur insofern abhängig, als diese ja ein Ausdruck für das Pflanzenmaterial sind, welches an jedem Orte alle möglichen Vegetationsformen zu bilden hat.

Beim Ueberblick über die verschiedenen biologischen Gesichtspunkte, welche sich zur Begründung einer natürlichen Vegetationszonen-Eintheilung der Erde eignen, zeigt sich, dass nur die grossen, die Vegetationsperiode jeder Landschaft ausmachenden periodischen Erscheinungen des Pflanzenlebens würdig sind, den Untergrund einer solchen wichtigen und von der physikalischen Geographie gewünschten zweiten phytogeographischen Eintheilung zu liefern, da diese allein von dem einheitlichen Zusammenwirken der jährlichen Licht-, Wärme- und Niederschlagsvertheilung gleichmässig in Abhängigkeit gesetzt und über die von dem Zusammenleben der Pflanzen selbst bedingten kleineren sowie localen Standorts-Verschiedenheiten erhaben sind.

In dem Begriff der »Periode« liegt hier das »gesetzmässig sich in bestimmten Zeitabschnitten Wiederholende«, und als Zeitabschnitt ist für die Betrachtung der grossartigen Vegetationsbilder der Erde stets der Jahrescyklus bestimmend. Diese Jahres-Periodicität, welche ja einen hervorragenden Charakter der gesammten organischen Welt auf der Erde bildet, äussert sich im Pflanzenreiche desshalb um so stärker, weil die Pflanze in directe, von ihr nicht zu umgehende Abhängigkeit von physikalischen Kräften gestellt ist, mit denen sie rechnen muss, und weil diese physikalischen Kräfte — die klimatischen Hauptmomente — periodisch sind im Jahrescyklus. Von ihrem günstigen oder ungünstigen Ansteigen oder Fallen hängt die Zeitlage und Zeitdauer der Assimilationsfähigkeit und gesammten Ernährung, der Geschlechtsthätigkeit und Reifung der Samen ab, und in wie mannigfach verschiedener Weise auch die Gewächse die ihnen vom Klima gebotenen Wachsthumsmöglichkeiten ausgenutzt und sich zu eigen gemacht haben, diese Weise ist für die Species in jeder Vegetationsform beständig und muss alljährlich gleichartig wiederkehren.

Ein vollständiges Gleichmaass aller äusseren Einflüsse das ganze Jahr hindurch ist nirgends auf der Erde zu finden; die mit dem Tageswechsel höher gegen den Zenith aufsteigende oder von ihm absteigende Sonne bewirkt direct in Licht und Wärme, indirect in den Niederschlägen und in der Luftfeuchtigkeit, wechselnde Verhältnisse oft der stärksten Art, und selbst unter dem Aequator wechseln, beeinflusst durch die bald nordwärts bald südwärts stärker erhitzten benachbarten Breiten, trotz stets gleichbleibender Tageslänge die Zeiten starker und schwächerer Niederschläge und zwingen die Vegetation, ihnen mit Ausnutzung des für sie Günstigen zu folgen. In der bei weitem grössten Ländermasse ist die Vegetation gezwungen, während eines kürzeren oder längeren Zeitraums des Jahres zu ruhen, bald um dem Frost, bald um der Dürre zu entgehen. Hier

herrschen dann scharf ausgesprochene Ruheperioden, nach denen die verschiedenen Vegetationsformen in einer ihre Mannigfaltigkeit noch weit erhöhenden Verschiedenartigkeit eine neue Vegetationsperiode beginnen, bald mit Eröffnung der Blüthen, bald mit Entfaltung neuer Assimilationsapparate, bald mit der Entwickelung neuer Thätigkeit in denselben alten und in rascher Folge noch durch neue vermehrten Organen.

Die Wissenschaft hat der menschlichen Praxis, welche ihre eigene Jahresperiode so oft durch bestimmte Züge der Pflanzenwelt charakterisirt und die Jahreszeiten darnach beurtheilt, eine verschärfte Beobachtung des Eintritts der Vegetation in einem bestimmten Lande in einen bestimmten Zustand entlehnt, indem sie die Durchschnittszeiten für eine bestimmte Phase, z. B. für die Belaubung häufiger Laubbäume und deren Blüthe, aus vieljährigen Beobachtungen ermittelt und dann auch wohl durch Nachschlagen in den meteorologischen Journalen irgend ein Temperaturmoment herausgreift, welches auf dieselbe Zeit zu fallen pflegt. Diese Registrirung bezeichnet man als »Phänologie«. Hinsichtlich der Versuche, die phänologischen Beobachtungen mit klimatischen Momenten in Uebereinstimmung zu bringen, ist nicht zu vergessen, dass die Regelmässigkeit der Jahresperiode und also der jährlichen Wiederkehr derselben Vegetationsphasen nur im Allgemeinen richtig ist, und dass sich Schwankungen in ihr gerade so wie in den an jedem einzelnen Datum vieler Jahre beobachteten Temperaturgraden zeigen. Die Sonne ist der regulirende Factor; dieselben Gründe, welche eine Verspätung im Eintritt einer bestimmten Phase während eines Jahres bewirken, beeinflussen auch den Stand der meteorologischen Instrumente, und da, wo die Temperaturerhöhung als Maass der eine Phase auslösenden Elnflüsse gelten kann (wie bei uns in Mittel-Europa), werden dieselben Einflüsse auch Wirkung auf das Thermometer haben. Man darf daher — mit Zusätzen und Einschränkungen — Vergleiche ziehen, ohne an ein Gebundensein einer bestimmten Vegetationsphase irgend einer Species an eine fixe Temperatursumme des Jahres glauben zu dürfen; einer solchen Meinung stehen schon die vielfältigen Erfahrungen über Acclimatisation im Wege.

Hinsichtlich der Vertheilung der periodischen Abschnitte zeigen auf der Erde die Polargebiete und die äquatorialen Länder die grössesten Gegensätze: in den ersteren ist die Jahresperiode allein deutlich und stark, es giebt nur völlige Ruhezeit und eine in raschem Uebergange folgende Vegetationszeit, ohne dass in der letzteren die Wirkungen von Tages- und Nachtwechsel bedeutend sind; in den letzteren ist eine völlige Ruhezeit ausgeschlossen, das Klima beeinflusst im Jahre nur ein Ansteigen und Abfallen der Vegetationsenergie so, dass verschiedene Pflanzen sich darin je nach ihren besonderen Ansprüchen verschieden verhalten können, dabei ist aber der Wechsel von Tag und Nacht in seinen Wirkungen stets gleich bleibend und ungeschwächt.

Zwischen diesen beiden Extremen liegen breite Ländermassen, in welchen sich der Uebergang beider Periodenwirkungen ausdrückt und in welchen durch zwischenkommende Wirkungen regelmässiger oder intermittirender Niederschläge und durch den dadurch beeinflussten Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre neue, wechselvolle Bilder erzeugt werden, die bald mit der der Polarnacht entsprechenden strengen Winterkälte, bald mit der dem Aequator entsprechenden intensiven Sonnengluth mit oder ohne dieser entsprechende Niederschlagsmenge zusammenhängen, und welche dabei in der Tagesperiode bald mehr dem Polar-, bald mehr dem Aequatorialleben ähnlich sind.

Indem man nun über die kleineren überall auftretenden Besonderheiten hinwegsieht und nur die in der Periodicität hauptsächlich und am auffälligsten übereinstimmenden Länder verbindet, erhält man folgende Vegetationszonen der Erde:[1])

1. Die Zone der tropischen immergrünen, oder je nach den Regenzeiten periodisch belaubten Vegetationsformen, — deren Waldungen aus Schopfbäumen, immergrünen oder regengrünen Wipfelbäumen mit Beimischung vieler Lianen bestehen, in welcher Mangroven an den Küsten häufig sind, Holzparasiten, Rosettenträger und Epiphyten ihre grösste Mannigfaltigkeit erreichen, während Stauden in geringerer Anzahl verschiedener Vegetationsformen vertreten sind —, dehnt sich in einem breiten Gürtel um den Aequator aus, so dass an allen Ostküsten der Continente etwa die beiden Wendekreise die Grenze bilden, während an ihren Westküsten der 20° nördlicher oder südlicher Breite oft nicht erreicht wird. Die Abtheilungen dieser, durch die stärkste Vegetationsfülle oft überraschenden Zone werden besonders durch den Eintritt scharf ausgesprochener, kürzere oder längere Zeit anhaltender Trockenperioden gebildet und sind naturgemäss in allen drei Continentalmassen analog.

2. Südlich davon breitet sich bis zu den Südspitzen von Afrika und Australien, in Süd-Amerika jedoch nur bis etwa 47° südl. Br., eine Zone immergrüner oder periodisch belaubter Holzpflanzen mit eingestreuten, oft grosse Flächen einnehmenden sommerdürren Steppen aus, in welcher eine um den Juli liegende durch Temperaturabnahme bedingte Winterruhe die Periodicität neben der intensiven Sommerhitze regulirt. In dieser Zone sind die Schopfbäume und Epiphyten nur noch als seltene Erscheinungen den Wipfelbäumen beigemengt, und letztere wie die Gebüsche immergrün in der Hauptmasse ihrer Vertreter. Blattlose Gesträuche, Stamm- und Blatt-Suculenten sind in den Steppen häufig, in den niederschlagsreicheren Gebieten dagegen die Halbsträucher in immergrünen, durch ihre Blattform sehr wechselnden Vegetationsformen besonders zahlreich. Die Lage der Regenzeiten durch das ganze Jahr hindurch, im südhemisphärischen Sommer oder Winter, oder endlich ihre grosse Seltenheit bewirkt eine grössere Zahl von Abtheilungen dieser Zone.

3. Nördlich der tropischen Zone erstreckt sich in allen Continenten und daran angeschlossenen Inseln bis (im Durchschnitt) zum 45° nördl. Br. eine neue, der südlichen immergrünen (2.) Zone entsprechende nördliche Zone immergrüner mit sommergrüner gemischter Baum- und Strauchvegetation mit eingeschlossenen continentalen sommerheissen Steppen und Wüsten, in welcher eine um den Januar liegende durch Temperaturabnahme bedingte Winterruhe neben der intensiven Sommerhitze des Juli die Periodicität regulirt. Obgleich in vielen Stücken der 2. Zone analog darf dennoch diese 3. nicht mit jener vereinigt werden, da fast gar keine gleichen Vertreter für dieselben Vegetationsklassen erscheinen, und also durch die geänderte Vertretung vielfältig neue Vegetationsformen im Vergleich mit der südlichen immergrünen Zone zu nennen sind.

4. Im südlichen Süd-Amerika war noch ein kleines Ländergebiet übrig geblieben (Patagonien etc.), welches zusammen mit einigen in Australien und Neu-Seeland liegenden Hochgebirgen, den südlichen oceanischen Inseln und der hohen

[1]) Dieselben sind kartographisch dargestellt auf Blatt 3 der Abtheilung »Pflanzenverbreitung« in BERGHAUS' Physikalischem Atlas, ausgegeben in dessen 2. Lieferung Gotha 1886. — Vergleiche auch damit die dieselben Principien verfolgende, der Abgrenzung von Florengebieten zur Unterlage dienende Karte in ENGLER's Vers. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Bd. II.

Andenregion in Chile die südliche Zone immergrüner niederer Busch- und periodischer Gras- und Staudenvegetation mit kurzer, um den Januar liegender Vegetationsperiode bildet. In der südlichsten Abtheilung dieser Zone fehlen die aufrecht über der Erde wachsenden Büsche, aber bis zu ihrer Grenze neigen sie bei dem sehr wenig excessiven Klima zur immergrünen Belaubung.

5. Ein breiter Ländergürtel vom (im Durchschnitt) 45° nördl. Br. bis zur nördlichen, ziemlich scharf ausgesprochenen Baumgrenze, welche unter wechselvollen Breiten ein kleines Stück von Nord-Europa, grosse Flächen des nördlichen Sibiriens und Canadas frei lässt, ist als Zone sommergrüner Laubbäume mit immergrünen Nadelhölzern, sommergrüner Moore und Wiesen mit 3—7 Monate währender und um den Juli liegender Vegetationsentwicklung ein besonderes Merkmal der nördlichen Erdhälfte, ohne Analogon auf der südlichen. Hervorgerufen und regulirt in seiner Periodicität dadurch, dass trotz hoher Breiten die meistens intensive Winterkälte durch eine dieser entsprechende hohe Sommerhitze ausgeglichen wird, verdankt sie die üppige Entfaltung von Bäumen eben diesem starken Temperaturausschlage; doch haben sich hier nur wenige Ordnungen so acclimatisiren können, dass sie als Bäume vegetiren, und so sind die Laubwälder einfacher, alle mit Winterschutz-Knospen gegen Frostwirkung versehen, die immergrünen Gesträuche selten, von immergrünen Bäumen nur — wie schon im Charakter gesagt war — die Coniferen als Repräsentanten dieser Vegetationsklasse zu nennen.

6. Nördlich der Baumgrenze und auf den oberen Gebirgserhebungen innerhalb der fünften Zone nimmt die Glacial- und Tundra-Zone mit kurzer, um den Juli liegenden Vegetationsperiode die noch übrigen Land- und Inselgebiete ein. In ihr ist das Baumleben nicht so sehr durch Kälte als durch zu kurzes Andauern der Sommerwärme unterdrückt; einzelne immergrüne Halbsträucher sind noch vertreten und leben gesellig, die Hauptmasse der Vegetation besteht aus Stauden mit holzigem Rhizom, aus Flechten und Moosen; selbst die Klasse der zwei- und einjährigen Kräuter ist hier nur in schwacher Vertretung.

Es ist selbstverständlich und folgt aus den directen Wirkungen des Klimas auf die Periodicität des Pflanzenlebens, dass die Vegetationszonen die Erde rings umspannen, so weit Länder unter gleichen Breiten aus den Oceanen aufragen, und dass also die in der Florenreichseintheilung so stark zum Ausdruck kommenden Verschiedenheiten der drei Hauptcontinentalmassen Afrika, Asien und Amerika hier völlig verschwinden, indem je nach deren orographischem Aufbau die Grenzen derselben Vegetationszonen wie in den Nachbar-Continenten bald etwas nach Norden bald nach Süden verschoben werden. Diese Betrachtung zeigt zugleich den wichtigen Unterschied zwischen Florenreichs- und Vegetationszonen-Eintheilung der Erde und zeigt, dass eine zuweilen geäusserte Meinung, das klimatische Moment solle die pflanzengeographische Eintheilung regiren, auf Unkenntniss der thatsächlich im systematischen Florenkataloge liegenden gar nicht auf andere Weise zu ersetzenden Charaktere beruht. Wer auf botanischer Grundlage Floren kennen lernen will, muss mit dem morphologischen System tief vertraut sein; der Klimatolog darf das grössere Interesse den Vegetationszonen, der ungleichartigen Wachsthumsweise der Pflanzenwelt, entgegen bringen, aber er wird niemals damit allein ein erschöpfendes Vegetationsbild der Erde zeichnen.

Denn auch alle die hochinteressanten, die Floristik an die Physiologie anknüpfenden Züge bekommen erst ihre sichere Grundlage durch Kenntniss der

systematischen Repräsentanten, welche mit bestimmten morphologischen Eigenschaften unabänderlicher Art zu Trägern der einzelnen biologischen Erscheinungsweisen geworden sind.

Wenn also hier bei dem Vergleich des Florenreichs- und Vegetationszonenbildes der Erde trotz der lebendigen, tief anregenden biologischen Forschungsweise in Verbindung mit geographischen Gliederungen schliesslich doch der Florenreichseintheilung der grössere Werth für die Botanik zugeschrieben ist, so soll damit die Bedeutung der Zoneneintheilung nicht herabgedrückt werden, ja für die physikalische Geographie mag deren Anwendung in den weiteren Ausführungen eine umfangreichere Bedeutung erhalten, als die der Florenreichsprincipe. Zunächst erhellt aus dem Vergleich beider Erdbilder, dass innerhalb jedes Continents die Florenreichsgrenzen zwischen dessen borealen, tropischen und australen Gebieten im allgemeinen mit den Haupt-Zonengrenzen zusammenfallen, dass also in jedem einzelnen Continente die Florenreiche durch klimatische Grenzen von einander geschieden sind, besonders mit Berücksichtigung der Uebergangs- und Florenvermischungsgebiete, welche in beiden Erdbildern in gegenseitiger Ergänzung auftreten. Dieses Zusammenfallen der Grenzen ist natürlich im freien Sinne aufzufassen und ist nicht zwingend für alle Fälle; so beginnt nördlich der Baumgrenze in Canada und Sibirien zwar eine eigene Vegetationszone, aber kein neues Florenreich, obwohl die Hauptmasse des arktischen Gebietes mit besonderem floristischen Charakter sich erst nördlich dieser Baumgrenze ausbreitet.

Durch dieses ungefähre Zusammenfallen von Florenreichs- und Vegetationszonen-Grenzen auf denselben Continenten, während zugleich abgesehen vom nordischen Florenreich Europa's, Asiens und Nord-Amerika's sonst jeder Continent seine eigene Entwickelung, nicht aber seine Vegetationszonen für sich allein besitzt, ist nun der Floristik und der beschreibenden Pflanzengeographie im Dienste der allgemeinen physikalischen Geographie ein wichtiger Dienst geleistet. Denn bei der Schwierigkeit der Auseinanderhaltung verschiedener Florenelemente in demselben Gebiete, die innig gesellt gewissermaassen ein neues Etwas darstellen, ohne es doch im systematischen Sinne zu sein, da sie die gemischten Charaktere zweier oder dreier Nachbarfloren zur Schau tragen, erscheint es nun geboten, nachdem man sich einmal mit dem Princip der Florenreichs- und Florengebietseintheilung vertraut gemacht und die gesonderten Entwickelungsgebiete kennen gelernt hat, die schwierig feststellbaren und oft verworren in einander greifenden Gebietsgrenzen für die geographische Praxis zu verlassen und sich lieber dafür an die entsprechenden Zonen- oder Zonenabtheilungsgrenzen zu halten, für welche meistens eine greifbare Handhabe vorliegt. Gewisse charakteristische Vegetationsformen nämlich, gebunden in einem bestimmten Florenreich an eine ganz bestimmte Sippe, zeigen mit anderen gemeinsame Grenzlinien ihrer Verbreitung, welche, wenn sie im Continent frei verlaufen oder ein Gebirge ununterbrochen umgürten, als Ausdruck dafür betrachtet werden können, dass eine Summe klimatisch-biologischer Momente an dieser Stelle ihrer Verbreitung Halt geboten hat. Solche Grenzlinien von verbreitungsfähigen und in weiten Ländergebieten sonst weit verbreiteten Arten nennt man deren »Vegetationslinien«, und die Construction einer Grenzlinie als Mittelwerth aus vielen nahezu zusammenfallenden Vegetationslinien und mit Vernachlässigung der einzelnen über das eigentliche Areal hinausgeschobenen zerstreuten Standorte wird stets von klimatisch-biologischem Interesse und Werthe sein, und wenn diese Arealgrenzen Arten

betreffen, denen ein bestimmender Werth für ein bestimmtes Florengebiet zuzuschreiben ist, so kann dieses selbst dadurch in sichererer Weise als sonst umgrenzt werden. Viele karthographirte Florengebiets-Grenzen sind thatsächlich so entstanden, für alle Florenreiche liefern Vegetationslinien von secundärer Bedeutung Abtheilungen von halb klimatalogischem, halb systematischem Werthe, welche die grossen Ländermassen zweckmässig gliedern lassen und unter dem Namen »Vegetationsregionen« eine willkommene Verbindung der klimatischen Gliederung mit den einzelnen Florengebieten erlauben, indem sie wiederum zu einer Einheit gestalten, was sich ja überall thatsächlich als Einheit darstellt: eine bestimmte Flora ausgerüstet mit bestimmter Periodicität und mit nach Vegetationsformen verschiedenartiger, aber doch einheitlich zusammenpassender Biologie.

Die physikalische Geographie geht zu ihren Zwecken, die eine Erklärung und ein Verständniss des örtlich verschiedenen Landschaftsbildes von der Botanik verlangen, von den auffälligsten Erscheinungen aus, welche die Pflanzenwelt darbieten kann, und diese bestehen in »Vegetationsformationen«, gebildet durch den geselligen Aneinanderschluss gleicher, gleichartiger oder auch verschiedenartiger Gewächse. Ein Fichten- oder Buchenwald, eine von *Calluna vulgaris* gebildete Haide, sind Beispiele für eine aus gleichen Gewächsen in der Hauptsache bestehende Formation, ein aus hunderten von Arten gebildeter geschlossener Tropenwald für eine aus gleichartigen Gewächsen bestehende Formation, eine tropische Savane aus hohen Gräsern mit einzeln eingestreuten, starkbelichteten Bäumen dazwischen für eine solche aus verschiedenartigen Gewächsen. Die bekännten Vegetationsformationen, als welche man gewöhnlich Wälder, Gebüsche, Wiesen, Steppen, Moore, Haiden, Fels- und Wasserbewohner mit vielen Modificationen zu nennen pflegt, bekommen ihren Charakter durch diejenigen Vegetationsklassen, welche zu ihrer Bildung zusammentreten und eine geschlossene oder lückenhafte Vegetationsdecke in der Landschaft bilden; die Vegetationsklassen aber bestehen selbst aus einer Reihe biologischer Vegetationsformen, repräsentirt in jedem Florenreich durch ganz bestimmte Sippen des Systems. Die letzteren bilden also wiederum die nothwendige Grundlage für jede Landschafts-Charakterisirung, ebenso wie die Vegetationsskizze derselben auf die Biologie der am hauptsächlichsten in den herrschenden Vegetationsformationen vertretenen Vegetationsform, oft nach Einzelarten getrennt, einzugehen hat.

Auf einer zweckmässigen Verbindung beider Gesichtspunkte unter Hervorhebung der auffälligen Momente in den thatsächlichen Erscheinungen, unter Begründung durch die jedem Florenreich zukommenden Charaktere einerseits und durch die in der Wechselwirkung von Klima, Standort und Pflanzenleben liegenden Erscheinungen andererseits, beruht die von der physikalischen Geographie geforderte Charakterisirung der »Vegetation der Erde«, wie sie bisher erst einmal, von Grisebach i. J. 1872, als erster grossartig entworfener Versuch geschrieben worden ist. Sie tritt aus dem Rahmen der eigentlichen botanischen Wissenschaft heraus und hinüber in die allgemeine physikalische Geographie, indem sie sich mit der geologischen Entwickelung der Erde, mit dem orographischen Aufbau der Continente und Inseln, und mit der Klimatologie zu einem Gesammtbilde zusammenzufügen sucht und daher die Aufgabe erfüllen muss, alle als richtig anerkannten leitenden Gesichtspunkte der Pflanzengeographie in sich zu verkörpern und einem jeden die ihm zukommende Erklärungssphäre zuzuweisen.

Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle

von

Dr. A. Zimmermann,

Privatdocent der Botanik an der Universität Leipzig.

Im Nachfolgenden soll die pflanzliche Zellenlehre ungefähr in demselben Umfange dargestellt werden, wie dieselbe zuletzt vor nunmehr fast 20 Jahren von Hofmeister in seiner »Lehre von der Pflanzenzelle« geschildert wurde. Natürlich gestatten aber die in den letzten beiden Decennien gewonnenen Einblicke in den feineren Bau der Zelle, die namentlich der Vervollkommnung unserer optischen Hilfsmittel und Präparationsmethoden zu danken sind, eine viel eingehendere Besprechung einzelner Abschnitte der Zellenlehre, als vor 20 Jahren möglich war.

Bei der grossen Menge des zu bewältigenden Materiales war es mir leider nicht möglich, alle einschlägigen Beobachtungen einer genaueren Prüfung zu unterwerfen. Dahingegen habe ich mich bemüht, die vorliegende Literatur möglichst vollständig zu berücksichtigen und namentlich die von den verschiedenen Autoren angewandten Beobachtungsmethoden und die aus den angeführten Beobachtungen gezogenen Schlüsse einer kritischen Sichtung zu unterziehen. Das am Ende dieser Arbeit gegebene Literaturverzeichniss[1]) macht jedoch auf Vollständigkeit keinen Anspruch; vielmehr glaubte ich in dasselbe nur diejenigen Arbeiten aufnehmen zu sollen, die mir auch jetzt noch für das Studium der Zellenlehre verwendbar erschienen. Arbeiten, die nur von historischem Interesse sind oder in Folge zu unkritischer Behandlungsweise des Stoffes eine Berücksichtigung nicht verdienen, werden in demselben nicht mit aufgeführt. Die ausländische Literatur wurde nur in soweit berücksichtigt, als sie in französischer, englischer oder deutscher Sprache verfasst ist.

Schliesslich möchte ich noch um einige Nachsicht bitten, falls ich die eine oder die andere werthvolle Arbeit übersehen haben sollte. Ein jeder, der die enorme Zersplitterung der Literatur über die Zellenlehre kennt, wird dies hoffentlich begreiflich und verzeihlich finden.

[1]) Es mag an dieser Stelle hervorgehoben werden, dass sich auf dieses Literaturverzeichniss die im Text hinter den Autornamen befindlichen Zahlen beziehen; und zwar geben die römischen Ziffern die Arbeit, die arabischen die Seite an.

Einleitung.

Betrachtet man ein beliebiges parenchymatisches Gewebe einer höheren Pflanze oder eine Fadenalge, wie z. B. *Spirogyra,* unter dem Mikroskop, so wird man nicht darüber in Zweifel sein können, dass dieselben in Organe oder Organismen von gewisser Individualität gegliedert sind. Diese Elementarorganismen sind es nun, die jetzt allgemein als Zellen bezeichnet werden. Allerdings hat diese Bezeichnungsweise, die schon im Jahre 1667 von Robert Hooke[1]) eingeführt wurde und bekanntlich von dem Vergleich mit den Zellen eines Bienenstockes herrührt, in neuerer Zeit mehrfach Anstoss erregt, da die Zelle immer mehr als hochdifferenzirter Organismus erkannt wurde, während das Wort »Zelle« *(cellula)* wörtlich übersetzt, natürlich nichts anderes als Kämmerlein bedeutet. Man hat es sogar versucht, dasselbe durch neugebildete Worte zu ersetzen, so hat z. B. Häckel für Zelle das Wort »Plastide« einführen wollen. Da sich jedoch das Wort »Zelle« nun einmal so vollständig eingebürgert hat, dass es jetzt wohl Niemandem mehr einfallen wird, bei demselben an eine mit Luft erfüllte Kammer oder eine Bienenzelle zu denken, scheint dies gänzlich überflüssig, und es sind denn auch in der That alle Versuche, die das Wort Zelle zu verdrängen bezweckten, gänzlich gescheitert.

Berücksichtigt man nun ausschliesslich die bereits erwähnten einfachsten Fälle, so dürfte es auch überflüssig erscheinen, eine genauere Definition des Begriffes »Zelle« zu geben; dieselbe wird aber nothwendig, wenn man eine Anzahl von Fällen mit in die Betrachtung zieht, bei denen die Gleichwerthigkeit der in Frage kommenden Gebilde mit den typischen Zellen angezweifelt werden kann und auch in der That angezweifelt wurde. Um auch für diese Fälle Anhaltspunkte zu gewinnen, scheint es mir zweckmässig, zunächst die Frage zu erörtern, aus welchen Bestandtheilen die Zellen bestehen und welche für die Entwicklungsfähigkeit derselben nothwendig sind. In dieser Hinsicht treten nun an den bereits erwähnten typischen Zellen vor allem 3 Bestandtheile sofort hervor:

1. Die feste Cellulose-Membran, die die Zelle nach aussen hin abschliesst.

2. Der Plasmakörper, der als ebenfalls ununterbrochener, aber mehr flüssiger Schlauch der Membran unmittelbar anliegt und zahlreiche sehr verschiedenartige Einschlüsse enthält, von denen jedoch nur der dem Plasmakörper stofflich jedenfalls sehr nahe stehende Zellkern eine allgemeine Verbreitung zu besitzen scheint.

3. Die mit Zellsaft erfüllten Vacuolen.

Diese 3 Theile sind nun aber von sehr ungleicher Dignität für die Zelle, indem sowohl die Membran, als auch der Zellsaft bei verschiedenen Pflanzenzellen fehlen, die sich trotzdem in normaler Weise fortzuentwickeln vermögen. So haben wir in den Schwärmsporen, die von vielen Algen und Pilzen entwickelt werden, Zellen vor uns, die aus der Membran frei heraustreten und ohne jede Zellmembran sich verschieden lange Zeit frei im Wasser bewegen und meist erst, wenn sie zur Ruhe gekommen sind, mit einer Membran umgeben.

---

[1]) cf. Darapsky (5). In der Arbeit des genannten Autors findet sich die geschichtliche Entwicklung der gesammten Zellentheorie, auf die ich an dieser Stelle verweisen möchte, da mir ein specielles Eingehen auf dieses Thema nicht geboten erscheint. Man vergl. darüber auch Sachs (I. 235 seq.).

Immerhin gehören derartige membranlose Zellen doch zu den Ausnahmefällen und werden häufig auch von den mit einer Membran umgebenen Zellen als Primordialzellen unterschieden.

Der Zellsaft fehlt ferner in fast allen sehr jugendlichen Zellen, so wird z. B. in den Zellen am Vegetationspunkt der höheren Gewächse der gesammte von der Zellmembran umschlossene Raum vom Plasmakörper ausgefüllt; dass diese Zellen sich aber trotzdem in normaler Weise fortzuentwickeln vermögen, ist ohne weiteres einleuchtend.

Ganz anders verhalten sich nun aber Zellen ohne Plasmakörper, dieselben sind stets einer jeden weiteren Entwicklung unfähig. Hiermit soll aber natürlich nicht gesagt werden, dass dieselben nicht trotzdem für den Gesammtorganismus von grosser Bedeutung sein könnten. So bieten ja im Gegentheil die Tracheiden des Coniferenholzes ein treffliches Beispiel dafür, dass auch todte Zellmembranen, die keine Spur des Plasmakörpers mehr einschliessen, noch der Pflanze von Nutzen sein können; denn diese sind es ja, in denen sich der aufsteigende Saftstrom im Stamme emporbewegen muss. Aehnliches gilt von den Bastzellen, die bekanntlich dem Pflanzenkörper in derselben Weise seine Festigkeit verleihen, wie das Skelett den höheren Thieren. Dennoch können diese Zellen insofern als todte Zellen oder Zellenleichen bezeichnet werden, als sie namentlich des Wachsthums und der Vermehrung gänzlich unfähig sind. Uebrigens sind nicht nur die beiden ebengenannten Vorgänge an die Anwesenheit des Plasmakörpers gebunden, vielmehr ist er es auch, der allein den genannten Stoffwechsel der Pflanze beherrscht und bei allen Reizerscheinungen unzweifelhaft die wichtigste Rolle spielt.

Wir sind somit berechtigt, den Plasmakörper nicht nur als den alleinigen Träger des Lebens innerhalb der Zelle anzusehen, sondern auch als den einzigen Bestandtheil, der nothwendiger Weise in jeder lebensfähigen Pflanzenzelle vorhanden sein muss.[1])

Auf der anderen Seite kann es jedoch fraglich erscheinen, ob man jeden innerhalb der Pflanze auftretenden isolirten lebensfähigen Plasmakörper als Zelle bezeichnen soll, und es scheint mir in dieser Beziehung namentlich die von J. v. Sachs (II.) eingeführte Terminologie eine eingehendere Besprechung zu verlangen, nach der verschiedene niedere Pflanzen, bei denen ausser bei der Bildung der Fortpflanzungsorgane niemals eine Gliederung des Plasmakörpers stattfindet, wie z. B. bei den *Mucorineen*, *Saprolegniaceen* und *Siphoneen*, nicht mehr wie früher als einzellig, sondern als nicht cellulär bezeichnet werden. Der genannte Autor unterscheidet somit zwischen cellulären und nicht cellulären Pflanzen, die letzteren nennt er auch wohl Coeloblasten.

Wenn man nun berücksichtigt, dass manche Vertreter der genannten Familien wie z. B. *Caulerpa* mehrere Fuss lang werden und eine hohe äussere Gliederung ihres Thallus zeigen können, an dem sich in manchen Fällen sogar Stamm, Wurzel und Blatt unterscheiden lassen, so wird man zugeben müssen, dass hier eine ganz eigenthümliche Wachsthumsweise vorliegt, und es mag auch ganz zweckmässig erscheinen, diese Pflanzen, soweit man an ihnen diese eigenartige Wachsthumsweise hervorheben will, als Coeloblasten zu bezeichnen. Auf der anderen Seite scheint mir jedoch auch diejenige Auffassungsweise, nach der der gesammte Organismus dieser Pflanzen als eine Zelle bezeichnet wird, vollkommen berechtigt,

---

[1]) Auf die Frage, ob der im Plasmakörper enthaltene Zellkern zu den nothwendigen Bestandtheilen der Zelle gehört, werden wir noch später einzugehen haben.

denn eine morphologische Unterscheidung zwischen ihnen und den typischen Zellen ist durchaus nicht durchführbar. So kann namentlich die Vielkernigkeit der Coeloblasten in dieser Beziehung nicht in Frage kommen, da es, wie wir noch näher sehen werden, auch typische Zellen mit zahlreichen Zellkernen giebt. Ebenso fehlt es auch, was die Grösse und reiche Gliederung der Coeloblasten-Zelle anlangt nicht an analogen Fällen bei den höheren Gewächsen. Ich erinnere in dieser Beziehung nur an die ungegliederten Milchröhren oder Milchzellen der *Euphorbiaceen*, *Urticaceen* etc. die bekanntlich dadurch entstehen, dass eine junge Meristemzelle zwischen die angrenzenden Zellen hineinwächst und unter Bildung zahlreicher Seitenäste in gleicher Weise fortwächst, wie das Mycelium eines *Mucors* im Nährboden. Die Milchröhre stellt denn auch im ausgebildeten Zustande einen ebenso reich gegliederten Schlauch dar, wie jene Pilzmycelien und enthält überdies ebenfalls zahlreiche Zellkerne. Dass man aber die ungegliederten Milchröhren am zweckmässigsten als Zellen bezeichnet, wie dies auch bereits mehrfach in der Literatur geschehen, scheint mir daraus hervorzugehen, dass sie sich abgesehen von ihrer reichen Gliederung nicht von einer typischen Zelle unterscheiden und überdies ohne irgend eine wesentliche Metamorphose aus einer solchen hervorgehen.

Es scheint mir somit geboten jeden isolirten lebensfähigen Plasmakörper mit Einschluss der die äussere Begrenzung bewirkenden Membran — wenn eine solche vorhanden ist — als Zelle zu bezeichnen, mag derselbe nun im Inneren einer hochdifferenzirten Pflanze auftreten oder mag er den gesammten Organismus einer Pflanze bilden. Zu bemerken ist jedoch noch, dass die Isolirung der Plasmakörper verschiedener Zellen keineswegs in allen Fällen eine ganz vollständige zu sein braucht. So haben, wie wir noch eingehend zu besprechen haben werden, die neueren Untersuchungen ergeben, dass in vielen Fällen die zwischen 2 lebenden Zellen liegende Membran durch zarte plasmatische Fäden durchsetzt wird, die eine unmittelbare Verbindung der Plasmakörper der benachbarten Zellen bewirken. Immerhin sind diese Plasmafäden doch in allen Fällen so fein, dass ein ergiebiger Stoffaustausch durch dieselben nicht wohl denkbar ist und mithin trotz des Vorhandenseins jener Plasmaverbindungen den betreffenden Zellen eine gewisse Selbständigkeit nicht abgesprochen werden kann, die ihre Bezeichnung als Elementarorganismen rechtfertigt.

Eine Schwierigkeit in der Terminologie könnten nur noch die Zellfusionen machen. Was nun zunächst denjenigen Fall der Zellfusion anlangt, der bei der Conjugation und der geschlechtlichen Fortpflanzung vieler niederer Gewächse eintritt und bei der sich die Verschmelzung der Zellbestandtheile sogar bis auf die Kerne erstreckt, so wird hier wohl niemand Bedenken tragen das Produkt der Zellfusion, die Zygospore oder Oospore wieder als Zelle zu bezeichnen.

Fraglich könnte es jedoch erscheinen, ob man z. B. auch die gegliederten Milchröhren als Zellen bezeichnen soll. Da jedoch auch bei ihnen eine vollständige Verschmelzung der Plasmakörper eintritt und die gegliederten Milchröhren sich im ausgebildeten Zustande in keinem wesentlichen Punkte von den ungegliederten Milchröhren unterscheiden, scheint mir eine solche Bezeichnungsweise nicht ganz unberechtigt. Es mögen dieselben aber auch immerhin, namentlich wenn es darauf ankommt, ihre Entstehungsweise hervorzuheben, als Zellfusionen bezeichnet werden.

Es mag hier noch bemerkt werden, dass man für den Plasmakörper einer solchen Zellfusion auf Vorschlag von HANSTEIN (I, 9) vielfach den Ausdruck »Symplast« anwendet.

I. Abschnitt.
Morphologie der Zelle.

Da, wie bereits hervorgehoben wurde, der Plasmakörper unstreitig den wichtigsten Theil, den Träger des Lebens, innerhalb der Zelle, darstellt, wollen wir auch mit der eingehenden Besprechung desselben diesen Abschnitt beginnen.

Zunächst mag jedoch noch darauf hingewiesen werden, dass wir in dem lebendem Plasmakörper stets eine mehr oder weniger grosse Menge verschiedenartiger Einschlüsse beobachten, die sich von der eigentlichen Grundmasse desselben scharf abheben. Man bezeichnet nun die Letztere, also die gesammte Masse des Plasmakörpers, die nach Abzug sämmtlicher Einschlüsse übrig bleibt, neuerdings auf Vorschlag von Strasburger gewöhnlich als Cytoplasma.[1])

Unter den Einschlüssen des Cytoplasmas sind nun zunächst solche, die diesem stofflich jedenfalls noch sehr nahe stehen, der verschiedenartigsten Metamorphosen fähig sind und auch im Chemismus der Zelle stets eine aktive Rolle zu spielen scheinen. Es sind dies der Zellkern, die Chlorophyllkörper, die Farbstoffkörper und die Stärkebildner. Von diesen werden die drei zuletzt genannten Körper, aus Gründen, die wir noch später eingehend zu besprechen haben werden, unter der Bezeichnung Chromatophoren zusammengefasst. Der Zellkern und die Chromatophoren dürften zweckmässig als die plasmatischen Einschlüsse des Cytoplasmas bezeichnet werden.

Dem gegenüber stehen nun andere Einschlüsse, die im Plasmakörper jederzeit neu gebildet werden können und bei den chemischen Umsetzungen innerhalb der Zelle stets nur eine passive Rolle spielen; es sind dies namentlich die Proteinkörner, Proteinkrystalloide, Stärkekörner, Krystalle von Gyps, Calciumoxalat, Oeltropfen, Gerbstoffkugeln etc. Alle diese letzgenannten Körper mögen dem Zellkern und den Chromatophoren gegenüber als die leblosen Einschlüsse des Plasmakörpers bezeichnet werden.

Kapitel 1.
Gestalt des Plasmakörpers.

Die Gestalt des Plasmakörpers ist je nach der Form der denselben umschliessenden Zellmembran und der Vertheilung der in seinem Innern enthaltenen mit Zellsaft erfüllten Vacuolen sowohl in verschiedenen Zellen als auch in derselben Zelle während verschiedener Entwickelungsstadien eine sehr verschiedene.

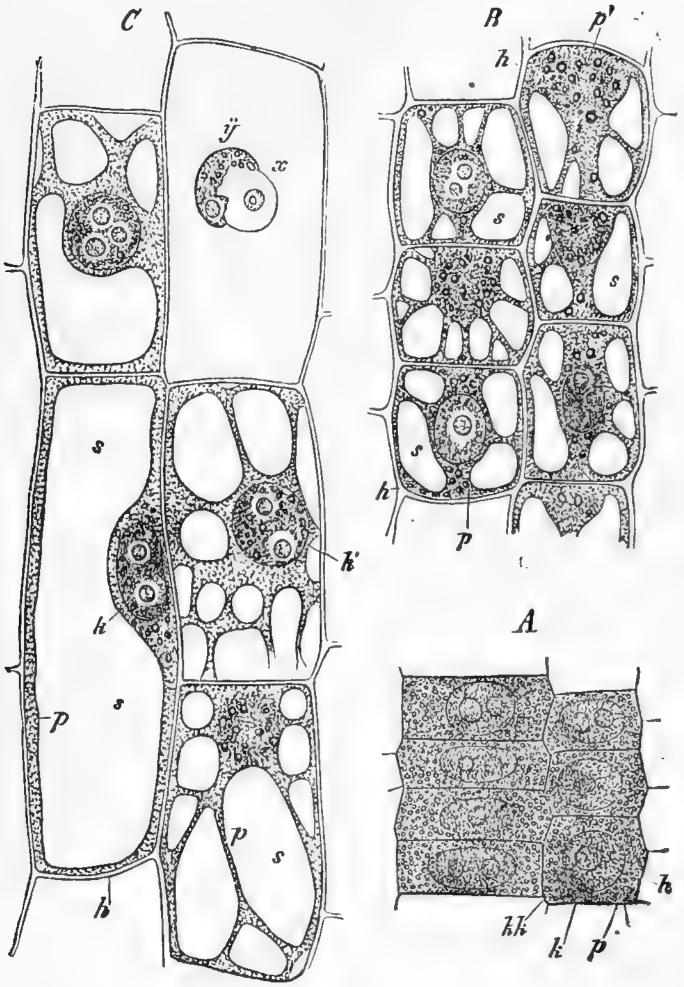
Was nun zunächst das Verhältniss des Plasmakörpers zur Zellmembran anlangt, so liegt derselbe der Membran stets unmittelbar an und erfüllt auch die feinsten Poren derselben, so dass sich Plasmakörper und Membran wie Siegel und Petschaft zu einander verhalten. Es ergiebt sich somit die äussere Abgrenzung des Plasmakörpers unmittelbar aus der Gestaltung der Innenseite der Zellmembran, auf die wir in einem späteren Kapitel ausführlich zu sprechen kommen werden.

Bezüglich der Vertheilung von Plasma und Zellsaft innerhalb des von der Membran umschlossenen Raumes herrscht jedoch nur insofern eine ausnahms-

---

[1]) Von κύτος Höhlung, Zelle.

lose Uebereinstimmung, als der Zellsaft in keiner lebenden Zelle mit der Membran unmittelbar in Berührung kommt. Der Plasmakörper bildet vielmehr, wenn es überhaupt zur Ausscheidung von Zellsaft innerhalb desselben gekommen ist, stets einen ununterbrochenen Schlauch in der Zelle, für den man auch jetzt wohl noch hin und wieder die von H. v. MOHL herrührende Bezeichnung »Primordialschlauch« anwendet.«



(B 537.) Fig. 1.

Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von *Fritillaria imperialis* A dicht über der Wurzelspitze; B 2 Millim., C 7—8 Millim. über der Wurzelspitze; p Cytoplasma, k Kern, kk Kernkörperchen, s Vacuolen, h Zellmembran, xy eine verletzte Zelle. (550.) (Nach SACHS.)

Ferner findet bei höheren Pflanzen meist eine gewisse Regelmässigkeit in der Ausbildung des Plasmakörpers während der Entwickelung der Zellen statt. Untersucht man zunächst Zellen aus denjenigen Partien der Pflanze, wo Neubildung der Organe stattfindet, aus den Vegetationspunkten des Stengels oder der Wurzel, so wird man nach von Zellsaft erfüllten Vacuolen vergeblich suchen und sehen, dass der gesammte von der Zellmembran umschlossene Raum von dem Plasmakörper eingenommen wird. (cf. Fig. 1, A). Geht man dann aber allmählich zu etwas älteren Partien über, so findet man, dass mit dem Wachsthum der Zellen die Zunahme der Plasmamasse nicht in gleicher Weise stattfindet. Man sieht dann zunächst eine mehr oder weniger grosse Anzahl von rundlichen Vacuolen innerhalb des Plasmakörpers auftreten (cf. Fig. 1, B). Diese nehmen an Grösse immer mehr zu, dagegen vermindert sich gleichzeitig ihre Zahl, indem höchst wahrscheinlich ein Zusammenfliessen derselben stattfindet. Schliesslich ist nur noch eine grosse Vacuole vorhanden, die den gesammten Innenraum der Zelle einnimmt, wärend der Plasmakörper nur noch einen dünnen der Cellulosemembran unmittelbar anliegenden Schlauch bildet (cf. Fig. 1 C, die Zelle links unten).

In vielen Fällen wird der Plasmakörper sogar zu einer so feinen Haut, dass sich derselbe der directen Beobachtung entzieht und nur noch durch gewisse Kunstgriffe das Vorhandensein desselben constatirt werden kann; und zwar kann man zu diesem Zwecke sehr gut die Färbung desselben mit Jod oder geeigneten Farbstoffen verwenden, namentlich aber die Ablösung des Plasmakörpers von der Zellmembran durch Zusatz von wasserentziehenden Mitteln. Mit Hilfe der letztgenannten Stoffe, deren Wirkungsweise in einem späteren Kapitel eingehend besprochen werden soll, gelang es z. B. SCHORLER (I, 8) im Holz von Taxus selbst

in den Markstrahlzellen des 21. Jahrringes einen geschlossenen Primordialschlauch nachzuweisen.

Abweichend von dem soeben geschilderten typischen Entwickelungsgange zeigt nun der Plasmakörper in zahlreichen Zellen während der ganzen Lebensdauer derselben eine viel complicirtere Gestaltung. Der häufigste Fall dieser Art ist der, dass der Zellkern niemals in den plasmatichen Wandbelag wandert, sondern auch in der ausgewachsenen Zelle die Mitte derselben einnimmt. Er ist dann von einer mehr oder weniger grossen Masse von Cytoplasma umgeben, die man neuerdings auf Vorschlag von HANSTEIN (I, 9) mehrfach als »Kerntasche« bezeichnet. Diese Kerntasche, die sich übrigens stofflich in keiner Weise von dem übrigen Cytoplasma unterscheidet, steht dann stets durch Plasmafäden mit dem Wandbelag in Verbindung, die häufig in beträchtlicher Anzahl das ganze Zellumen durchziehen und sich auch wiederholt verzweigen können, bevor sie den Wandbelag erreichen. Als Beispiel für diese Anordnung des Cytoplasma mag Fig. 2, A, dienen, die eine Zelle aus einem Borstenhaar von *Ecballium agreste* darstellt.

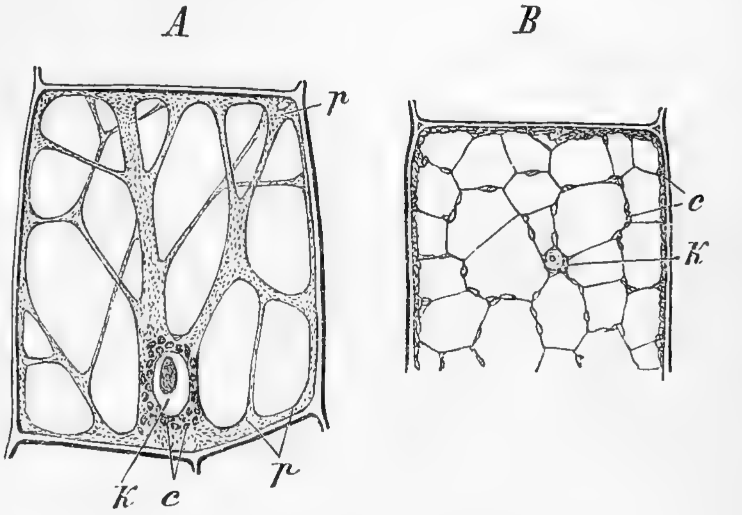


Fig. 2. (B. 538.)
A Zelle aus dem Haare eines jungen Blattstieles von *Ecballium agreste*. B Stück einer Zelle von *Cladophora* spec. Bei beiden auf die Mitte der Zelle eingestellt. k Zellkern, c Chlorophyllkörper, p Cytoplasma. (190.)

In anderen Fällen zeigt der Plasmakörper insofern eine abweichende Gestalt, als der Innenraum der Zellen nicht von Plasmafäden durchsetzt wird, sondern durch plasmatische Platten in einzelne Kammern zerlegt wird. Dies ist z. B dauernd in den Zellen der *Cladophora*-Arten der Fall, wie von MITSCHERLICH (nach HOFMEISTER I, 38) zuerst beobachtet wurde. Hier sieht man, namentlich wenn man möglichst stärkefreie und chlorophyllarme Exemplare zur Untersuchung verwendet, den Innenraum der Zellen von zahlreichen feinen Plasmaplatten durchsetzt, die nur stellenweise durch eingeschlossene Chlorophyllkörper oder Zellkerne eine bedeutendere Dicke erlangen. Fig. 2, B, stellt einen Theil einer ziemlich dicken Chladophorazelle im optischen Längsschnitt dar. Die Platten erscheinen hier natürlich als zarte Linien; man kann sich übrigens durch einen Wechsel der Einstellung namentlich bei dünneren Algenfäden relativ leicht davon überzeugen, dass man es hier mit wirklichen Platten zu thun hat.

Einen ähnlichen Bau des Plasmakörpers findet man nach STRASBURGER (II, 410) auch im Endosperm vieler Pflanzen und im Inneren der *Vaucheria*-Schwärmsporen; ferner ist derselbe sehr schön bei den Zellen von *Sphaeroplea annulina* vor der Bildung der Oogonien zu beobachten. Hier wird der gesammte Inhalt der Zellen durch zarte Plasmaplatten, die ihrer äusseren Erscheinung nach leicht mit zarten Cellulosemembranen verwechselt werden können, in ebensoviele Kammern zerlegt, als Eizellen gebildet werden sollen. Dass wir es hier jedoch in der That nur mit Plasmaplatten zu thun haben, lässt sich einerseits leicht mit Hülfe von chemischen Reagentien nachweisen, ergiebt sich aber andererseits aus der weiteren Entwicklungsweise dieser Zellen. Durch Spaltung der Plasmaplatten

in 2 Lamellen erfolgt nämlich alsbald eine Isolirung der durch dieselben abgegrenzten Vacuolen, von denen sich dann allmählich eine jede unter Wasserausstossung zu der kugelförmigen Eizelle abrundet (cf. COHN I und KNY I, 262).

Endlich tritt ein ähnlicher Bau bei den meisten Pilzhyphen auf. Hier sind jedoch vielfach die Plasmaplatten so zart, dass der Plasmakörper dann eher als feines Netzgerüst erscheint. Die Beobachtung wird noch dadurch wesentlich erschwert, dass in den lebenden Zellen die Configuration des Plasmakörpers einem stetigen Wechsel unterworfen ist; am besten gelingt es noch an den relativ dicken Hyphen von *Saprolegnia* oder *Phycomyces* einen Einblick in die Gestaltung des lebenden Plasmakörpers zu gewinnen.

Es kann nun fraglich erscheinen, ob man alle diese von zarten Plasmaplatten begrenzten Zellsaft-Partien als Vacuolen bezeichnen soll. So unterscheidet STRASBURGER in der That zwischen Kammern und Vacuolen. Wenn man jedoch bedenkt, dass in den meisten jugendlichen Zellen die Vacuolen ebenfalls durch mehr oder weniger zarte Plasmaplatten getrennt sind und dass diese sowohl als die Kammern im Sinne STRASBURGER's mit derselben Flüssigkeit, dem Zellsaft, erfüllt sind, so wird man zugeben müssen, dass ein principieller Unterschied zwischen Kammern und Vacuolen jedenfalls nicht vorhanden ist und dass der Ausdruck Kammern als *terminus technicus* keine Berechtigung hat. Ich werde denn auch im Folgenden alle von Zellsaft erfüllten Räume im Innern des Plasmakörpers der lebenden Zelle als Vacuolen bezeichnen.

Die Frage, ob wir in der beschriebenen Kammerung des Cytoplasmas den Ausdruck einer feineren Structur, analog der an thierischen Zellen beobachteten sehen dürfen, wird im nächsten Abschnitt erörtert werden.

Kapitel 2.

Feinere Structur des Cytoplasmas.

In jeder beliebigen lebenden Pflanzenzelle, in der das Cytoplasma eine gewisse Mächtigkeit besitzt, beobachtet man an demselben eine gewisse ins gräuliche spielende Trübung, die dasselbe granulirt erscheinen lässt. Bei der Kleinheit der in Frage kommenden Gebilde muss es jedoch zur Zeit zweifelhaft bleiben, ob wir es im Cytoplasma wirklich mit Körnchen von abweichender Lichtbrechung zu thun haben, oder ob die Trübung desselben nicht, wie NÄGELI (I, 154) annimmt, mindestens zum grössten Theil dadurch hervorgebracht wird, dass die gesammte Masse des Cytoplasmas von einer grossen Menge winziger Wasser oder Zellsaft enthaltender Vacuolen erfüllt ist. Sicher findet man aber im Cytoplasma ganz abgesehen von den bereits anfangs erwähnten grösseren Einschlüssen wie Stärkekörnern, Krystallen etc. sehr häufig auch wirkliche kleine Kügelchen, die sich durch stärkere Lichtbrechung der übrigen Masse des Cytoplasmas gegenüber abheben. Diese Körnchen, deren Grösse häufig in ein und derselben Pflanze nur unerhebliche Schwankungen zeigt, werden neuerdings auf Vorschlag von HANSTEIN (I, 9) als »Mikrosomata« oder »Mikrosomen« bezeichnet. Ihre Gelbfärbung mit Jod und ihre Tinktionsfähigkeit macht es wahrscheinlich, dass dieselben in vielen Fällen wenigstens aus ausgeschiedenen Proteinstoffen bestehen. Sicher werden zur Zeit jedoch auch andere Körper, wie Oeltröpfchen und Gerbstoffkügelchen von verschiedenen Autoren als Mikrosomen

bezeichnet. Uebrigens ist auch die Funktion der unzweifelhaft aus Eiweissstoffen bestehenden Mikrosomen noch nicht festgestellt.

Die Trübung des Protoplasmas ist in den meisten Fällen keineswegs in allen Theilen desselben gleich gross; vielmehr erscheint die der Membran unmittelbar anliegende Partie desselben meist fast vollkommen durchsichtig und die Trübung nimmt nach dem Innern der Zelle zu immer mehr zu. Man bezeichnet die äussere hyaline Schicht des Plasmakörpers nach dem Vorgange von PFEFFER (I, 123) jetzt meistens als Hyaloplasma, die mehr granulirt erscheinenden Partien dagegen entweder nach STRASBURGER als Körnchenplasma oder nach NÄGELI (I, 154) als Polioplasma (von πολιός grau). Uebrigens lässt sich zwischen Hyaloplasma und Polioplasma keine scharfe Grenze ziehen, vielmehr nimmt die Trübung des Cytoplasmas nach der Zellwand zu meist allmählich ab, und es muss auch zur Zeit noch zweifelhaft bleiben, ob das Hyaloplasma eine vollkommen homogene Masse bildet, wenigstens beobachtete SCHMITZ (III, 8) nach vorheriger Behandlung mit Pikrinsäure und Haematoxylin auch im Hyaloplasma eine feine Punktirung. Es lässt sich ferner auch eine directe Umwandelung von Polioplasma in Hyaloplasma und umgekehrt nachweisen; so namentlich bei den Plasmodiensträngen von *Aethalium septicum*, bei denen nach PFEFFER (III, 32) »das Hyaloplasma bald eine mächtige, bald eine verschwindend dünne Schicht ist und mitten in einem ganz aus Hyaloplasma bestehenden dünneren Strange Polioplasma sich unter dem Auge des Beobachters ausbilden kann.«

Mehrfach wurde in der neuesten Zeit die Frage zu beantworten gesucht, ob das Cytoplasma eine feinere Structur besitzt, wie dies am Cytoplasma thierischer Zellen von verschiedenen Autoren beobachtet wurde. Uebrigens lässt sich auch bei diesen nach den sorgfältigen und kritischen Untersuchungen von FLEMMING (I, 58 seq.) nur soviel mit Sicherheit behaupten, dass in denselben fädige Gebilde von abweichender chemischer Beschaffenheit vorkommen. Ob dieselben aber zusammenhängen oder gar ein regelmässiges Netzgerüst im Cytoplasma bilden, wie mehrfach behauptet wurde, lässt sich nach FLEMMING auch mit den besten optischen und technischen Hilfsmitteln nicht mit genügender Sicherheit entscheiden. Der genannte Autor weist denn auch namentlich nach, dass alle zum Härten und Färben benutzten Reagentien unter Umständen ganz abnorme Erscheinungen hervorrufen können und dass man häufig zu ganz irrigen Schlüssen kommen muss, wenn man sich einseitig auf Präparate, die sämmtlich mit denselben Reagentien behandelt sind, verlässt und keinen Vergleich mit der lebenden Zelle anstellt. Hervorgehoben mag ferner noch werden, dass bei thierischen Zellen die feinere Structur unzweifelhaft auf dem Vorhandensein von zwei verschiedenen Substanzen im Cytoplasma beruht, die auf Vorschlag von KUPFER (nach FLEMMING, I, 49) vielfach als Protoplasma und Paraplasma unterschieden werden; und zwar wird dann die Substanz der stärker tinktionsfähigen Plasmafäden als Protoplasma bezeichnet; an Stelle von Paraplasma verwendet man neuerdings auch wohl den von FLEMMING vorgeschlagenen Ausdruck Interfilarmasse.

Man könnte nun daran denken und es ist dies in der That von FLEMMING (I, 63) als möglich, wenn auch als unwahrscheinlich, hingestellt, dass die der Interfilarmasse entsprechende Substanz in der Pflanzenzelle durch den Zellsaft repräsentirt würde. In vielen Fällen bildet ja in der That der Plasmakörper, wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, ein so feines Netzgerüst, dass ein Vergleich desselben mit den in thierischen Zellen beobachteten feinen Proto-

plasmafäden auf den ersten Blick ganz berechtigt erscheint. Das Verfehlte einer solchen Auffassung scheint mir jedoch aus dem Vergleich mit älteren Pflanzenzellen, bei denen der Plasmakörper als einfacher Wandbelag die Zellmembran auskleidet oder auch mit ganz jugendlichen Pflanzenzellen, dessen Vacuolen noch ganz fehlen, unzweifelhaft hervorzugehen. Müsste man doch unter jener Annahme als Analogon jener feinen Fäden, die meist überhaupt nur mit Hilfe unserer besten optischen Mittel beobachtet werden können, in dem ersten Falle einen oft mehrere Millimeter langen Schlauch, in dem anderen eine massive würfelförmige oder polyedrische Plasmamasse ansehen. Ueberdies ist auch der Zellsaft stets eine Flüssigkeit, in der namentlich grössere Mengen von Proteinstoffen bislang nicht mit Sicherheit nachgewiesen wurden.

Es hat somit nur einen Sinn von einer feineren Structur im Plasmakörper der Pflanzenzellen zu reden, wenn innerhalb des Cytoplasmas selbst morphologisch unterscheidbare Substanzen vorhanden sind, und der Gegensatz zwischen Cytoplasma und Vacuolen muss hier ganz ausser Betracht gelassen werden, was übrigens auch in neueren botanischen Untersuchungen keineswegs immer geschieht.[1])

Durchmustert man nun unter Berücksichtigung der soeben entwickelten Gesichtspunkte die botanische Literatur, so wird man finden, dass die in dieser Richtung angestellten Beobachtungen noch gänzlich unzureicheud sind und dass ein sicheres Urtheil über die feinere Structur des Cytoplasmas zur Zeit noch nicht gefällt werden kann.

Was zunächst dle Untersuchungen von STRASBURGER (II, 396 ff.) anlangt, so beobachtete dieser in einigen Fällen eine radialstreifige Struktur des Cytoplasma, so namentlich im Endosperm zahlreicher Phanerogamen und bei *Spirogyra*.[2]) Was nun zunächst die radiale Streifung im Endosperm anlangt, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass dieselbe mit den vorausgegangenen Zelltheilungen und mit der später erfolgenden Membranbildung in irgend welcher Beziehung steht, und es bleibt somit als der einzige an dem Cytoplasma einer nicht in Theilung begriffenen Zelle beobachtete Fall die radiale Streifung in den Zellen von *Spirogyra* übrig. Doch auch hier scheint die Streifung nur unter besonderen Bedingungen aufzutreten, wenigstens ist es mir trotz wiederholter Bemühungen niemals gelungen, an irgend einer der untersuchten *Spirogyra*-Arten auch nur Andeutungen von einer regelmässigen radialen Streifung aufzufinden. Jedenfalls scheint es mir unstatthaft, aus den erwähnten Untersuchungen irgend welche allgemeinere Schlüsse auf die feinere Struktur des Cytoplasmas der Pflanzenzellen zu ziehen.

Viel ausgedehnter sind nun allerdings die Untersuchungen von SCHMITZ (III). Leider liegt über dieselben aber bislang nur eine im Jahre 1880 erschienene vorläufige Mittheilung ohne alle Abbildungen vor. Nach dieser (III, 7) erscheint nun das Cytoplasma in jüngeren Zellen fast überall feinpunktirt, in älteren Zellen soll ferner entweder diese Punktirung in der gesammten Masse des Cytoplasma erhalten bleiben oder eine Umwandlung derselben in ein Gerüstwerk von Fibrillen stattfinden; und zwar soll sich diese Umwandlung bald auf die innersten Theile des Cytoplasmas beschränken, bald auf die gesammte Masse derselben erstrecken.

---

[1]) cf. SCHMITZ III, 5 und STRASBURGER I, 409.

[2]) Die von demselben Autor an der äussersten Schicht der *Vaucheria*-Schwärmsporen beobachtete Streifung wurde von SCHMITZ (VI, 4 d. Sep.) auf das Vorhandensein von Zellkernen zurückgeführt. Die Angaben des genannten Forschers hat übrigens auch STRASBURGER (VI, 88) neuerdings bestätigt gefunden.

Diese Fibrillen sollen ferner nach SCHMITZ in den meisten Fällen netzförmig zusammenhängen.

Die Angaben von SCHMITZ scheinen mir jedoch um so mehr noch der Bestätigung bedürftig, als seine Beobachtungen fast ausschliesslich an Material angestellt wurden, das zuvor mit Pikrinsäure und Haematoxylin behandelt war. Ausserdem handelt es sich in den von SCHMITZ angeführten Fällen jedenfalls häufig einfach um den Gegensatz von Cytoplasma und Zellsaft.

Es soll jedoch mit obigen keineswegs die Möglichkeit einer feineren Struktur im Cytoplasma in Abrede gestellt werden; es schien mir nur geboten, darauf hinzuweisen, dass zur Zeit keine mit der nöthigen Kritik angestellten umfassenden Untersuchungen über diesen Gegenstand vorliegen, und dass es jetzt noch nicht möglich ist, in dieser Hinsicht ein irgendwie abschliessendes Urtheil zu fällen.

Kapitel 3.

Chemische Zusammensetzung des Cytoplasmas.

Es muss zunächst betont werden, dass der Ausdruck Cytoplasma ein rein morphologischer Begriff ist und vor Allem nicht zur Bezeichnung einer bestimmten chemisch definirbaren Substanz dienen kann. Da, wie bereits hervorgehoben wurde, im Plasmakörper sich die wichtigsten Stoffumwandlungen des pflanzlichen Organismus abspielen, so kann es uns natürlich nicht wundern, dass wir es in demselben einerseits mit sehr complicirt zusammengesetzten chemischen Verbindungen und andererseits auch mit einem Gemenge sehr verschiedenartiger Stoffe zu thun haben. So ist es denn auch in der That REINKE (II) gelungen, in den Plasmodien von *Aethalium septicum* nicht weniger als 27 verschiedene Verbindungen nachzuweisen, und es steht mit Sicherheit zu erwarten, dass mit Verbesserung der analytischen Methoden sich diese Zahl noch um ein Bedeutendes vergrössern wird, da es sich hier ganz vorwiegend um solche chemische Verbindungen handelt, deren chemische Eigenschaften und Nachweisungsmethoden bislang nur unvollkommen erforscht sind. Letzterer Umstand macht es denn auch zur Zeit unmöglich, das Cytoplasma der übrigen Pflanzen einer genauen Analyse zu unterwerfen, um so mehr, da bei ihnen die Untersuchung überdies noch durch die geringen Mengen des zu Gebote stehenden Materiales und dadurch, dass dasselbe in die die Diffusion nicht gestattende Cellulosemembran eingeschlossen ist und von dem umschlossenen Zellsaft nicht getrennt werden kann, ganz bedeutend erschwert wird. Es dürfte überhanpt ein Einblick in diese Verhältnisse erst gewonnen werden, wenn die chemischen Eigenschaften der in Frage kommenden Substanzen genau festgestellt und namentlich zuverlässige mikrochemische Nachweisungsmethoden für dieselben aufgefunden sein werden.

Es kann nun aber nicht zweifelhaft erscheinen, dass nicht alle im Cytoplasma auftretenden Stoffe eine active Rolle im Leben der Zelle spielen. Vielmehr finden wir unter denselben zunächst solche, die von aussen der Pflanze zugeführt sind, mögen sie nun wirkliche Nährstoffe darstellen, oder auch niemals in den Chemismus der Pflanze eingreifen; ferner auch Uebergangsprodukte von den Nährstoffen zu der lebenden Substanz des Plasmas und den membranaufbauenden Kohlehydraten. Ausserdem sind auch wohl stets mannigfache Produkte der rückbildenden Metamorphose im Cytoplasma enthalten, die zum Theil nie wieder

eine Verwendung im Chemismus der Pflanze finden und als Secrete bis zum Tode der Zellen am Orte ihres Entstehens verbleiben, zum Theil aber auch wohl wieder zu plastischen Stoffen regenerirt werden können.

Bei unserer Unkenntniss über den specielleren Verlauf der im Innern der Zelle sich abspielenden chemischen Prozesse ist es jedoch zur Zeit nicht möglich, mit Sicherheit anzugeben, ob im Gegensatz zu allen den obengenannten mehr accessorischen Bestandtheilen des Plasmakörpers eine ganz bestimmte chemische Verbindung oder Klasse ähnlich constituirter Verbindungen als eigentlicher Lebensträger und als Vermittler der chemischen Umsetzungen innerhalb der Zelle anzusehen ist. Immerhin hat die bis vor Kurzem allgemein verbreitete Ansicht, dass die Eiweissstoffe oder proteinartigen Verbindungen als die eigentlichen und einzigen Lebensträger innerhalb der Zelle anzusehen seien, eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich. Vor Allem spricht hierfür die allgemeine Verbreitung dieser Stoffe im Cytoplasma aller lebensfähigen Zellen, sowie der Umstand, dass sie gerade in den Zellen, in denen die energischsten Lebensäusserungen zu beobachten sind, auch in reichster Menge angetroffen werden. Allerdings dürfen wir auf keinen Fall alle in der Zelle enthaltenen Proteinstoffe auch als lebensthätige Theile des Cytoplasmas ansehen, viel mehr scheint es geboten, wie dies bereits mehrfach geschehen, zwischen aktiven und Reserve-Proteinstoffen zu unterscheiden. Zu letzteren gehören dann namentlich die im Samen enthaltenen Proteinkörner und Proteinkrystalloide, auf die wir noch später eingehend zurückkommen werden, ferner aber auch wohl die sogen. Mikrosomen, soweit sie aus Proteinstoffen bestehen, endlich ist es aber auch nicht unwahrscheinlich, dass sich in vielen Fällen auch im Cytoplasma gelöste Proteinstoffe vorfinden, die nicht am Stoffwechsel aktiv betheiligt sind.

Es mag an dieser Stelle hervorgehoben werden, dass von verschiedenen Autoren, so z. B. Hanstein (III, 710), Loew u. a. das Wort Protoplasma ausschliesslich zur Bezeichnung des lebensthätigen Theiles des Cytoplasmas, des activen Eiweisses, angewandt wird. Hanstein hat dem entsprechend auch für die ausser den lebensthätigen Proteinstoffen im Cytoplasma enthaltenen, noch ungestalteten assimilirten Stoffe die Bezeichnung Metaplasma[1]) vorgeschlagen, die auch jetzt noch hin und wieder in der botanischen Literatur angewandt wird. Andere Autoren, wie namentlich Reinke (II und III) gebrauchen dagegen das Wort Protoplasma im Wesentlichen als gleichbedeutend mit Cytoplasma.

Was nun die chemischen Eigenschaften der Proteinstoffe anlangt, so sind dieselben leider zur Zeit so wenig enträthselt, dass über ihre chemische Constitution, Classificirung und Isolirung noch keine irgendwie abschliessenden Resultate gewonnen werden konnten. Ich verweise desshalb in dieser Beziehung auf die in dieser Encyklopädie von Drechsel verfasste, sehr ausführliche Zusammenstellung[2]) der über die Eiweisstoffe vorliegenden Literatur. Es scheint mir dies

---

[1]) Nicht zu verwechseln hiermit ist der von de Bary (I, 82) eingeführte Ausdruck Epiplasma. Hiermit bezeichnete der genannte Autor früher eine durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen und eigenthümlich glänzendes Aussehen ausgezeichnete Substanz, die sich in den Ascis der meisten Ascomyceten namentlich nach der Sporenbildung vorfindet. Da aber nach Untersuchungen von Errera die eigenartige Beschaffenheit derselben lediglich durch reichen Glycogengehalt hervorgebracht hat, hat de Bary neuerdings für Epiplasma den Ausdruck Glycogenmasse eingeführt.

[2]) Im Handwörterbuch für Chemie unter Eiweissstoffe.

um so mehr berechtigt, als irgend welche für die Physiologie der Zelle wichtige Resultate durch diese umfangreichen Untersuchungen nicht gewonnen sind.

Eine Ausnahme macht in dieser Hinsicht nur die von Löw (cf. Loew und Bokorny I) entdeckte Fähigkeit des Cytoplasmas aus einer sehr verdünnten alkalischen Silberlösung metallisches Silber abzuscheiden. Diese Reaction ist um so interessanter, als sie nur an lebenden Zellen[1]) eintritt, an Zellen aber, die in beliebiger Weise getödtet sind, gänzlich versagt. Wir besitzen somit in der alkalischen Silberlösung ein Reagens, das es gestattet, todtes und lebendes Protoplasma zu unterscheiden »ein Reagens auf Leben,« wie sich die Entdecker desselben ausdrückten.

Es gelang den genannten Autoren, diese Reaction an den verschiedensten Pflanzen und Pflanzentheilen zu beobachten; in einigen Fällen (I, 59) blieb sie allerdings auch gänzlich aus, so z. B. bei *Sphaeroplea*. Bei dieser und höchst wahrscheinlich auch in den übrigen Fällen hat der negative Erfolg in der grossen Empfindlichkeit der betreffenden Zellen gegen das angewandte Reagens seinen Grund, die übrigens nach den Versuchen von Löw und Bokorny (I, 93) um so grösser sein soll, je geringere Mengen von Fett oder Lecithin dem Eiweiss molecular eingebettet sind.

Sehr geeignet für die Silberreaction erwiesen sich Spirogyrenzellen; an diesen tritt dieselbe stets ein, wenn man ganz nach den Vorschriften der genannten Autoren (I, 51) verfährt und nur einige Fäden der Alge in einen Liter einer Lösung einträgt, die 1 ccm. einer 1 $\frac{0}{0}$ Silbernitratlösung enthält und 1 ccm. einer Lösung, die durch Vermischen von 13 ccm. Kalilösung von 1,33 spec. Gew. mit 10 ccm. Ammoniakliquor von 0,96 spec. Gew. und Verdünnen des Gemisches auf 100 ccm. hergestellt war.

Dass dieser Reductionsprozess nun wirklich durch das im Cytoplasma enthaltene Eiweiss hervorgebracht wird, wird schon durch die grosse Menge des in einer Zelle abgeschiedenen Silbers wahrscheinlich gemacht. Ferner ist es aber auch Loew (III) neuerdings gelungen aus *Spirogyra*-Zellen, die aus der alkalischen Silberlösung Silber reducirt hatten, eine Substanz in ansehnlicher Menge zu gewinnen, die sich von dem Eiweiss der Spirogyren durch beträchtlichen Mehrgehalt an Sauerstoff unterscheidet; diese Verbindung entsprach nämlich annähernd der Formel:

$$C_{72}H_{111}N_{13}S_{0,5}O_{32}Ag_8,$$

während Löw für das Eiweiss der *Spirogyren* die Formel:

$$C_{72}H_{135}N_{17}S_{0,5}O_{24}$$

gefunden hatte.

Mag es nun demnach zum mindesten als sehr wahrscheinlich gelten, dass in der That das lebende Protoplasma jene Silberreaction bewirkt, so scheinen mir dennoch die von Löw und Bokorny an ihre Versuche geknüpften theoretischen Speculationen, nach denen das Eiweissmolecül durch Condensation des Asparaginsäure-Aldehydes entstehen soll, zur Zeit noch entschieden zu weit gegangen.

[1]) Eine Ausnahme machen in dieser Beziehung die durch verschiedene Gifte, wie salpetersaures Caffeïn, Strychnin etc. getödteten Zellen; in ihnen erfolgt die Silberausscheidung, obwohl durch diese Gifte die feinere Structur des Plasmakörpers in kurzer Zeit zerstört wird. Löw muss hier auch natürlich die Möglichkeit einer Zerstörung der Structur des Plasmakörpers ohne gleichzeitige Aufhebung der Aldehydgruppen annehmen. Er unterscheidet denn auch zwischen activem und lebendem Eiweiss: Ersteres ist ein rein chemischer Begriff, der durch das Vorhandensein wirksamer Aldehydgruppen charakterisirt ist, während das lebende Eiweiss (oder Protoplasmas im Sinne Löw's) »erst durch die Organisation, einen gesetzmässigen Aufbau grösserer Complexe aus Molecülen activen Eiweisses, entsteht« (I, 92).

Denn wenn auch aus den von Löw und Bokorny angestellten Versuchen hervorgeht, dass die Aldehyde von den uns näher bekannten Körpern allein im Stande sind, aus einer so verdünnten alkalischen Silberlösung, wie sie die genannten Autoren zu ihren Versuchen verwandt haben, grössere Mengen von metallischem Silber abzuscheiden, so kann ich darin noch keinen »unumstösslichen Beweis für die Anwesenheit von Aldehydgruppen im lebenden Eiweiss« sehen. Es ist doch ebenso wahrscheinlich, dass das complicirte Eiweissmolecül ein Körper *sui generis* ist, der in dem von den verhältnissmässig einfach gebauten Verbindungen abstrahirten Schema der heutigen organischen Chemie überhaupt keine Stelle findet.

Im Anschluss an die Proteinstoffe mag nun noch eine allerdings sehr hypothetische Substanz hier besprochen werden, da dieselbe neuerdings in botanischen Werken mehrfach erwähnt wird, nämlich das von Reinke (II) in den Plasmodien von *Aethalium septicum* aufgefundene Plastin. Nach den Untersuchungen Reinke's (II, 54) sollen im lufttrockenen Protoplasma des genannten Myxomyceten 29,4 % dieser Substanz enthalten sein, die sich namentlich durch ihre Unlöslichkeit in verdünnten Alkalien und Säuren und durch den geringen Gehalt an Stickstoff auszeichnet. Während nämlich die letzteren im Durchschnitt 16 % Stickstoff enthalten, fand Reinke (IV, 1) in dem von ihm dargestellten Plastinpräparate nur 12 % N.

Fussend auf den Untersuchungen von Reinke glaubte ferner Zacharias (III) nachweisen zu können, dass in älteren Zellen das Cytoplasma ganz allgemein vorwiegend aus Plastin bestände und fand hierin auch eine Erklärung für die von Sachs (III, 293) constatirte Thatsache, dass die bekannten mikrochemischen Eiweissreactionen bei älteren Zellen meist nicht gelingen. Nach den neueren Untersuchungen von Löw (I) hatte jedoch der geringe Stickstoffgehalt des Reinke'schen Plastinpräparates darin seinen Grund, dass dasselbe noch durch ein Kohlehydrat verunreinigt war. Ferner konnte Löw die der Reinke'schen Methode entsprechend dargestellte Substanz durch Erwärmen mit 5 % Kalilauge vollkommen in Lösung bringen und erhielt dadurch eine Substanz, die sich gegen chemische Reagentien ganz wie ein gewöhnlicher Eiweissstoff verhielt. Ob diese Beobachtungen nun aber schon zu dem von Löw gezogenen Schlusse berechtigen, dass das Plastin nichts anderes als Eiweiss sei und dass die Unlöslichkeit in verdünnten Alkalien und Säuren einfach dadurch hervorgebracht werde, dass »sich mehrere Eiweissmoleküle zu einem einzigen Complexe innig verbunden haben« scheint mir bei unseren mangelhaften Kenntnissen über die Proteinstoffe zweifelhaft. Ebensogut scheint es doch immerhin möglich, dass die Einwirkung der concentrirteren Kalilauge erst chemische Umlagerungen veranlasst, die das Gelingen der Eiweissreactionen ermöglichen.

Von Interresse dürfte es noch sein, dass es Löw (II) gelang, auch bei den ausgewachsenen Zellen der höheren Pflanzen nach einer vorherigen Behandlung mit Kalilauge im Cytoplasma die Eiweissreactionen, speciell die Biuretreaction und die von Hartig zuerst angewandte Reaction mit gelben Blutlaugensalz und Eisenchlorid (cf. Zacharias III, 211) mit positivem Ergebniss durchzuführen.

Von den übrigen im Cytoplasma anzutreffenden Stoffen mag nur noch diejenige, die an Masse in allen lebensthätigen Zellen alle übrigen bei weitem überragt, hier kurze Erwähnung finden: es ist dies das Wasser. Genauere Bestimmungen über den Wassergehalt des Cytoplasmas liegen allerdings nur für die Plasmodien von *Aethalium septicum* vor; in ihnen sind nach Bestimmungen von Reinke (II, 12)

73% Wasser enthalten. Der grosse Wasserreichthum des Cytoplasmas ergiebt sich aber für die übrigen Fälle unmittelbar aus der schleimigen, im Allgemeinen dem flüssigen Aggregatzustande, wie wir noch im zweiten Abschnitte näher sehen werden, jedenfalls sehr nahe kommenden Consistenz desselben. Eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung nur die Zellen vieler ruhender Pflanzentheile, wie namentlich die mit Reservestoffen angefüllten Zellen der Samen, in denen das Cytoplasma eine bedeutend festere Consistenz besitzen kann. Doch ist auch in ihnen stets noch eine gewisse Menge von Wasser vorhanden, und es ist besonders zu beachten, dass in diesen Zellen auch die ganze Lebensthätigkeit fast vollkommen unterbrochen ist, und dass auch in ihnen ein regeres Leben erst nach der Aufnahme grösserer Wassermengen, nach der Quellung, beginnt.

Von Interesse für den Chemismus des Cytoplasmas ist endlich noch die Thatsache, dass dasselbe im Allgemeinen jedenfalls eine alkalische oder neutrale Reaction zeigt. Für die Plasmodien von *Aethalium septicum* wurde die alkalische Reaction schon von Krukenberg und Reinke (II, 8) nachgewiesen und zwar muss in diesen ein flüchtiges Alkali enthalten sein, da Reinke auch eine Bläuung von rothem Lakmuspapier beobachtete, wenn er dasselbe nicht in unmittelbare Berührung mit den Plasmodien brachte.

Dass auch der Plasmakörper der übrigen Gewächse zum Theil alkalisch reagirt, folgt namentlich aus Versuchen von Pfeffer (V, 266 und 295) bei denen gewisse Farbstoffe (Cyanin, Methylorange) von den lebenden Zellen aufgenommen wurden. Wir werden diese Versuche im zweiten Theil eingehender zu besprechen haben.

Kapitel 4.

Nachweisung, Verbreitung, Gestalt und Funktion des Zellkernes.

1. Nachweisung des Zellkernes. Der Zellkern oder Nucleus (Cytoblast nach Schleiden und älteren Autoren) lässt sich in vielen Fällen schon in der lebenden Zelle mit Leichtigkeit beobachten. Er erscheint dann meist als rundlicher Körper, der gegen das Cytoplasmen scharf abgegrenzt ist und von diesem sich durch etwas stärkere Lichtbrechung unterscheidet. So kann es bei der Beobachtung einer beliebigen Meristemzelle Niemandem zweifelhaft erscheinen, dass in dieser der Kern ein besonderes Organ darstellt, das von der übrigen Masse des Plasmakörpers streng geschieden ist.

In vielen Fällen ist jedoch der Kern in der lebenden Zelle direkt nicht sichtbar, mag er nun durch andere ebenfalls stark lichtbrechende Einschlüsse des Plasmakörpers verdeckt werden, oder auch in Folge weniger starker Lichtbrechung sich nicht genügend vom Cytoplasma abheben, oder endlich in Folge zu geringer Grösse sich auch bei Anwendung unserer besten optischen Instrumente der Beobachtung entziehen. Häufig wird dann aber der Kern bereits beim Absterben der betreffenden Zellen in reinem Wasser oder nach Zusatz verdünnter Säuren oder Alkalien deutlich sichtbar. Sicherer und schneller wird jedoch in zweifelhaften Fällen der Nachweis des Zellkernes durch die erst in den letzten Jahren zur allgemeinen Anwendung und Anerkennung gelangten Tinctionsmethoden[1]) geführt. Dieselben beruhen darauf, dass die Zellkerne gewisse Farb-

[1]) Diese Methoden, die in der Zoologie schon seit längerer Zeit in Gebrauch waren, sind namentlich von Strasburger und Schmitz zuerst auf botanische Objekte angewandt. Eine

stoffe einerseits viel schneller aufnehmen, andererseits beim Auswaschen länger zurückhalten als die Zellmembran und das Cytoplasma sammt seinen übrigen Einschlüssen. Zum Gelingen einer Tinction ist es jedoch nothwendig, die betreffende Zelle zuvor zu tödten, da in lebende Zellen die meisten Farbstoffe nicht einzudringen vermögen und eine Speicherung derselben im allgemeinen nur durch die Proteinstoffe getödteter Zellen erfolgt. Es können nun zu diesem Zwecke sehr verschiedene Reagentien angewandt werden; natürlich sind jedoch diejenigen vorzuziehen, die am wenigsten verändernd auf die Structur des Plasmakörpers einwirken, die denselben möglichst vollständig in dem Zustande, in dem er sich in der lebenden Zelle befand, »fixiren«. Zu diesem Zwecke haben sich nun für pflanzliche Objekte namentlich concentrirte Pikrinsäure, ca. 1 % Chromsäure und 1 % Osmiumsäure sowie auch ein von FLEMMING (II, 349) angegebenes Gemisch der beiden letzteren Säuren mit Essigsäure [1]) bewährt. In den meisten Fällen genügt jedoch auch die Fixirung mit absolutem Alkohol, namentlich wenn es sich nur darum handelt, die Anwesenheit von Zellkernen zu constatiren.

Zur Tinction der Kerne eignet sich für pflanzliche Objekte namentlich Hämatoxylin, das, wenn es in zu reichem Maasse aufgenommen wurde, durch Auswaschen mit reinem Wasser, Alaunlösung oder Säurealkohol wieder theilweise entfernt werden kann. Ausserdem können in verschiedenen Fällen auch Carminlösungen, Methylgrün, Eosin, Safranin, Gentianaviolett, Fuchsin und andere Farbstoffe geeignete Präparate liefern. Eine gleichzeitige Fixirung und Tinction der Kerne wird nach der von PFITZER (I) angegebenen Methode durch eine Auflösung von Nigrosin in concentrirter wässriger oder alkoholischer Pikrinsäurelösung erzielt. Schliesslich mag noch bemerkt werden, dass es BRANDT gelungen ist in den Amoeben der *Myxomyceten* die Zellkerne zu färben, ohne ihre Lebensfähigkeit zu beeinträchtigen. Er brachte dieselben zu diesem Zwecke in eine mit sehr wenig Alaun versetzte, verdünnte wässrige Hämatoxylinlösung (cf. ZOPF II, 2 und 15).

Es liefert nun aber keineswegs ein und dieselbe Methode bei allen pflanzlichen Objekten in gleicher Weise gute Resultate; vielmehr muss häufig erst durch langwierige Versuche eine geeignete Fixirungs- und Tinctionsmethode ermittelt werden. Es scheint mir um so mehr geboten, auf diesen Umstand besonders aufmerksam zu machen, als er unzweifelhaft dafür spricht, dass die Tinctionen keineswegs wie chemische Reactionen ohne weiteres als Beweismittel für oder gegen die Kernnatur eines in der Zelle enthaltenen Körpers angesehen werden können. So lange wir noch über die Function und über die chemische Zusammensetzung des Zellkernes fast vollkommen im Unklaren sind, muss es überhaupt in vielen Fällen unsicher bleiben, ob wir es bei einem bestimmten Körper mit einem Zellkern zu thun haben oder nicht.

Für die höheren Pflanzen bietet in dieser Hinsicht der Vergleich mit unzweifelhaften Kernen derselben Pflanze, die in den Meristemen und Parenchymzellen leicht angetroffen werden können, unstreitig das sicherste Kriterium. Sind jedoch gewisse Verschiedenheiten zu constatiren, so kann namentlich die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der fraglichen Körper Aufschluss geben.

Zusammenstellung der über diesen Gegenstand vorliegenden bereits sehr umfangreichen Literatur hat GIERKE (I) gegeben. Praktische Winke über die Färbetechnik enthält namentlich STRASBURGER VII und P. MEYER (I).

[1]) Es besteht dies aus 15 Volumtheilen 1 % Chromsäure, 4 Vol. 2 % Osmiumsäure und 1 Vol. Eisessig.

Findet ein ganz allmählicher Uebergang von dem unzweifelhaften Kerne der Meristemzelle in den fraglichen Körper statt, so spricht dies natürlich unzweifelhaft für die Kernnatur des letzteren; möglich bleibt dann allerdings immerhin noch, dass wir es in diesem Falle mit einem metamorphosirten Kerne zu thun haben, der keine Function mehr besitzt oder eine andere als die echten Kerne. Hierüber wird sich jedoch erst dann ein Urtheil fällen lassen, wenn die wahre Funktion der echten Kerne aufgeklärt ist, und es scheint mir zur Zeit geboten, so lange nicht das Gegentheil bewiesen ist, die Gebilde obiger Beschaffenheit als echte Zellkerne anzusprechen.

Schwieriger wird nun aber der Nachweis bei den meisten Pilzen und Algen, soweit sie nicht, wie z. B. die Spirogyren, schon in der lebenden Zelle einen scharf gegen das Cytoplasma abgegrenzten Kern erkennen lassen.

In einigen Fällen kann hier allerdings der Vergleich mit verwandten Gruppen Anhaltspunkte liefern. So wird man unzweifelhaft auch bei denjenigen Conjugaten, bei denen in der lebenden Zelle Kerne nicht sichtbar sind, Gebilde, die nach der Tinction hervortreten und sich ebenso wie die schon in der lebenden Zelle sichtbaren Kerne anderer Conjugaten verhalten, für Kerne halten müssen.

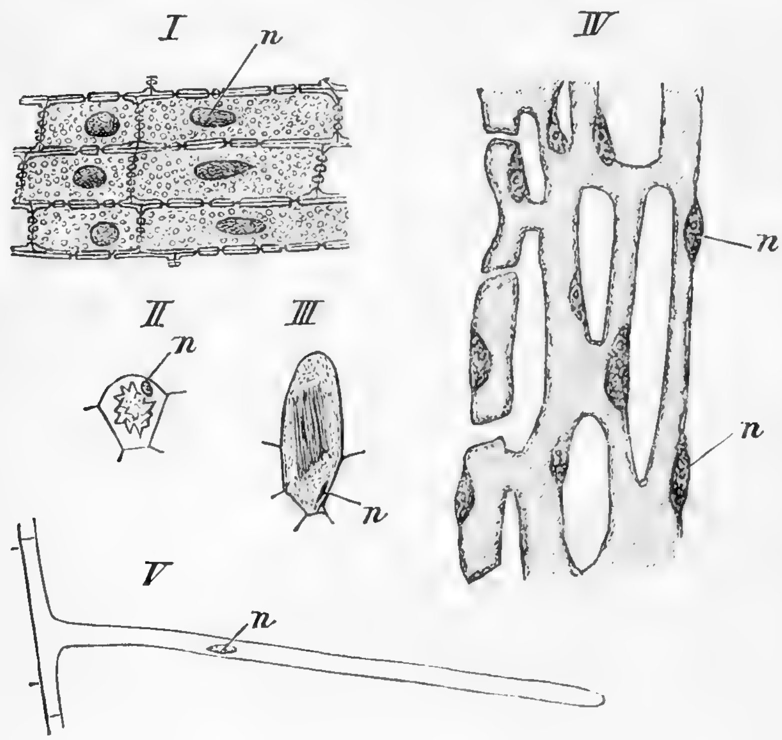
Ist aber auch ein solcher Vergleich nicht ausführbar, so müssen wir uns nach anderen Kriterien umsehen, znnächst kann in dieser Hinsicht namentlich die feinere Structur des betreffenden Gebildes in Frage kommen. Da dieselben jedoch meistens zu klein sind, um feinere Details noch deutlich erkennen zu lassen, kann in dieser Hinsicht namentlich das Auftreten von einem oder wenigen stärker lichtbrechenden kugeligen Gebilden, die als die alsbald noch näher zu besprechenden Kernkörperchen zu deuten wären, für die Kernnatur sprechen; und zwar scheint mir dieser Umstand um so mehr beweisend, als ander Organe mit einer ähnlichen Differenzirung bislang in keiner lebenden Pflanzenzelle beobachtet sind, wenn man wenigstens von den Pyrenoiden abzieht, die ja durch ihr abweichendes chemisches Verhalten leicht als solche erkannt werden können. Wenn man übrigens berücksichtigt, wie klein oft in den typischen Kernen die Kernkörperchen sind — man vergleiche z. B. die Kerne aus der Epidermis von *Hyacinthus* (Fig. 5, I, n. pag. 521) — so wird man zugeben müssen, dass man keineswegs berechtigt ist, umgekehrt aus der Thatsache, dass in einem bestimmten Falle die Nachweisung der Kernkörperchen n i c h t gelang, einen Beweis g e g e n die Kernnatur des fraglichen Körpers abzuleiten.

Als sicherer Beweis für die Kernnatur kann ferner das Vorhandensein der für die Kerntheilungen charakteristischen Theilungsfiguren gelten, auf die wir alsbald noch eingehend zu sprechen kommen werden. Sind diese aber wegen der Kleinheit der betreffenden Gebilde nicht mehr zu erkennen, so kann schon das häufig zu beobachtende paarweise Zusammenliegen der in Frage kommenden Körper, wie dies z. B. in der Figur 4, I, der Fall ist, die eine *Cladophora*-zelle darstellt, zunächst für eine Vermehrung derselben durch wiederholte Zweitheilung, und da, wie wir noch sehen werden, die Kerne sich stets durch Zweitheilung vermehren, auch für die Kernnatur sprechen. Als zwingender Beweis kann letzterer Umstand aber natürlich nicht gelten. Denn auch die Chromatophoren vermehren sich durch Zweitheilung und es bleibt immerhin nicht ausgeschlossen, dass auch andere Inhaltskörper der Zelle, wie z. B. die kugeligen Gebilde die wir im Obigen als Mikrosomen bezeichneten, eine gleiche Vermehrungsweise besitzen. Ebensowenig kann nun ferner auch das constante Auftreten der fraglichen Körper in allen Zellen einer Pflanze oder die annähernd con-

stante Grösse derselben als unumstösslicher Beweis für ihre Kernnatur gelten; denn es sind dies Eigenschaften, die auch an Mikrosomen, ja sogar an Fetttröpfchen und Gerbstoffkügelchen häufig in mehr oder weniger ausgeprägter Weise zu finden sind. Immerhin dürften diese Momente, wenn sie insgesammt an dem fraglichen Körper vorhanden sind, zusammen mit starker Tinctionsfähigkeit durch Haematoxylin die Kernnatur desselben sehr wahrscheinlich machen.

2. Verbreitung der Zellkerne bei den Cormophyten. Bezüglich der Cormophyten haben die neueren Untersuchungen ergeben, dass mit alleiniger Ausnahme der Siebröhren in allen Zellen, die überhaupt einen plasmatischen Inhalt besitzen und im Stoffwechsel der Pflanze eine active Rolle spielen, stets ein oder mehrere Zellkerne vorhanden sind.

Am leichtesten nachzuweisen und daher auch schon am längsten bekannt ist das Vorkommen der Zellkerne in den Bildungsgeweben; ebenso ist es aber auch meist sehr leicht in den Zellen der Epidermis, der Trichome und des Spaltöffnungsapparates, so lange dieselben noch nicht abgestorben sind, einen Zellkern nachzuweisen; in zweifelhaften Fällen wird eine geeignete Tinctionsmethode in jeder Zelle sicher einen Zellkern erkennen lassen. Es gilt dies ebenso auch für die Wurzelhaare; in ihnen lässt sich, wie schon KALLEN (I) für *Urtica urens* nachgewiesen, stets ein Kern beobachten, so lange dieselben noch nicht abgestorben sind. (cf. Fig. 3, V.) Eine Vermehrung der Kerne konnte ich übrigens bei einer Wassercultur von *Ficus elastica* auch in den längsten Wurzelhaaren nicht constatiren.



(B. 539.) Fig. 3.

I Markstrahlzellen von *Abies excelsa* (250), II Drusenzelle, III Raphidenzelle von *Alocasia odorum* (140), IV isolirte ungegliederte Milchröhre aus dem jungen Blatt von *Scorzonera hispanica* (400), V Wurzelhaarzelle von *Ficus elastica* (140). n Zellkern. (IV nach C. SCHMIDT.)

In den Zellen des Assimilationsgewebes ist es ebenfalls relativ leicht einen Zellkern nachzuweisen, wenn derselbe auch in den lebenden Zellen meist durch die Chlorophyllkörper verdeckt wird; es genügt hier schon eine einfache Fixirung und Chlorophyllextraction mit absolutem Alkohol, und nachherige Tinction mit Haematoxylin, um in jeder Zelle einen Zellkern sichtbar zu machen.

Ueber das Verhalten der Zellkerne in den stärkeführenden Zellen des Holzes hat vor Kurzem SCHORLER (I) eine eingehendere Untersuchung angestellt und gefunden, dass, solange in diesen eine Ablagerung von Stärke stattfindet, auch der Zellkern stets erhalten bleibt. Er fand bei *Sorbus torminalis* selbst im 85. Jahrringe noch Zellkerne in den Holzparenchym- und Markstrahlzellen. Es

gelang der Nachweis der Zellkerne durch Haematoxylintinction von Alkoholmaterial auch dann, wenn die Zellen ganz mit Stärkekörnchen erfüllt waren. Fig. 3, I, stellt drei Jahre alte Zellen aus einem Markstrahl der Edeltanne dar, die wie die meisten Coniferen durch besondere Grösse der Zellkerne ausgezeichnet ist.

Im Anschluss hieran will ich noch bemerken, dass auch in den Thyllen in denen REESS (I, 6) bereits 1868 hin und wieder ein Auftreten von Zellkernen beobachtet hat, stets ein Zellkern vorhanden ist, wovon ich mich durch Haematoxylinfärbung bei *Cucurbita* leicht überzeugen konnte. In den reservestoffführenden Zellen der Samen hat PFEFFER (II. 484) bereits im Jahre 1872 in verschiedenen Fällen die Anwesenheit von Zellkernen constatirt und es sind seine Angaben neuerdings von STRASBURGER (I, 242) bestätigt worden[1]).

Was sodann die Zellen des mechanischen Systems anlangt, so ist es meist sehr leicht in den Collenchymzellen einen Zellkern aufzufinden. Für die Bastzellen hat dagegen bereits HABERLANDT (I, 53) nachgewiesen, dass dieselben im ausgebildeten Zustande in vielen Fällen Luft führen; der genannte Autor konnte jedoch auch bereits für einige Pflanzen (*Geranium, Allium* etc.) das Vorhandensein von Zellkernen in den Bastzellen constatiren. Später hat dann TREUB (I) die interessante Thatsache festgestellt, dass die langgestreckten Bastzellen häufig mehrere Zellkerne besitzen. So soll es namentlich bei den Bastzellen von *Vinca minor, Humulus lupulus,* und *Urtica dioica* nicht schwer fallen, das Vorhandensein von zahlreichen Zellkernen in jeder Zelle nachzuweisen. Nach KALLEN (87) soll die Zahl der in einer Bastzelle enthaltenen Zellkerne bei *Urtica urens* sogar über 200 betragen können. Das Vorhandensein zahlreicher Zellkerne konnte TREUB (I) auch in den ungegliederten Milchröhren von *Ochrosia coccinea, Vinca minor, Urtica dioica, Euphorbia,* u. a. constatiren. Ebenso hat auch EMIL SCHMIDT (I) in den gegliederten Milchröhren der *Cichoriaceen, Papaveraceen, Campanulaceen* etc. zahlreiche Kerne aufgefunden, wie dies in der nach SCHMIDT copirten (Fig. 3, IV) dargestellt ist, die eine in der Ausbildung begriffene gegliederte Michröhre aus einem jungen Blattstiel von *Scorzonera hispanica* darstellt. Die Kerne blieben hier übrigens nicht nur bis zur Verschmelzung der Zellen, sondern in den meisten Fällen wenigstens auch bis in das höchste Alter der Milchröhren erhalten.

Ebenso wie die Milchröhren scheinen sich auch die Sekretbehälter zu verhalten; wenigstens gelang es JOHOW (II, 1—32) in verschiedenen Gerbstoffschläuchen, Milchsaft- und harzführenden Schläuchen, sowie in den Krystall- und rhaphidenhaltigen Schläuchen der darauf hin untersuchten Monocotylen auch nach der vollständigen Differenzirung derselben Zellkerne nachzuweisen. Ebenso fand KALLEN (I), dass in den Krystalldrusen oder Cystolithen führenden Zellen des Blattes von *Urtica urens* der Zellkern bis zum Tode des Blattes erhalten bleibt. Endlich hat auch GUIGNARD (I) in verschiedenen Sekretbehältern Kerne nachgewiesen. Die Fig. 3, II u. III, zeigen die Zellkerne (n) in einer Drusen- und Rhaphidenzelle aus dem Blattstiel von *Alocasia odorum.*

Demgegenüber verschwinden nun die Zellkerne sowohl in den Siebröhren als auch in den Elementen des trachealen Systemes nach deren vollständiger Ausbildung. In dem letzteren bleiben sie jedoch, wie von SCHMITZ nachgewiesen wurde, so lange erhalten, als noch Reste von Cytoplasma vorhanden sind und eine Verdickung der Membranen erfolgt. Demgegenüber soll nach E. SCHMIDT

[1]) Nur bei *Sparganium ramosum* gelang es PFEFFER nicht einen Zellkern im Samen nachzuweisen, diese Pflanze ist neuerdings nicht wieder untersucht worden.

(I, 461) bei *Victoria regia* in den Siebröhren eine ganz allmähliche Auflösung des Kernes schon zu einer Zeit eintreten, in der dieselben noch nicht ihre definitive Grösse erreicht haben. Wie übrigens namentlich aus den Untersuchungen von A. FISCHER (II u. III) hervorgeht, bleibt in den aus den Siebröhren sich abtrennenden Geleitzellen der Zellkern stets erhalten.

Bevor wir nun die Cormophyten verlassen, mögen hier noch einige Bemerkungen Platz finden über die in diesen auftretenden mehrkernigen Zellen. Solche Zellen sind nämlich ausser den bereits erwähnten Bastzellen und den ungegliederten Milchröhren in den letzten Jahren noch mehrfach beobachtet worden.

Was zunächst die Zellen des Sexualapparates anlangt so ist es ja bekannt, dass im Embryosack in gewissen Entwickelungsstadien zahlreiche Zellkerne enthalten sind. Ferner hatten schon SCHLEIDEN und NÄGELI (II) gefunden, dass in jüngeren Pollenkörnern zuweilen 2 Zellkerne zu beobachten sind, neuerdings haben nun STRASBURGER (X, 450) und ELFVING (I) gezeigt, dass ganz allgemein in allen Pollenkörnern der Angiospermen eine Zweitheilung des Kernes stattfindet, dass aber gleichzeitig auch eine allerdings in den meisten Fällen sehr bald wieder verschwindende Membran auftritt, durch die das Pollenkorn in eine grössere und eine kleinere Zelle zerlegt wird. Dagegen fand HEGELMAIER (II) in den grossen Zellen des Keimträgers von *Corydalis spec.* und verschiedenen *Leguminosen* zahlreiche Zellkerne, obwohl hier später niemals eine Zelltheilung erfolgt (bezüglich der *Leguminosen* vergl. auch GUIGNARD II). Endlich fand TREUB (IV, 396) bei *Imatophyllum cyrtanthiflorum* Endospermzellen, die mehrere Kerne besassen. Dieselbe Beobachtung haben später auch STRASBURGER (VI, 23) und HEGELMAIER (I) an verschiedenen Dicotylen gemacht.

In rein vegetativen Organen finden sich mehrkernige Zellen namentlich in älteren Entwicklungsstadien derselben. So sind besonders in älteren Parenchymzellen zahlreicher Gewächse von verschiedenen Autoren gelegentlich mehrere Kerne beobachtet worden (cf. SCHMITZ VI, 28, TRFUB I, 44 und IV, 394 und JOHOW II, 38). Nach JOHOW sollen z. B. in älteren Stengelstücken von *Tradescantia* häufig in allen lebenden Zellen mehrere zuweilen bis gegen 10 Kerne enthalten sein. Ferner scheinen zahlreiche Kerne ganz regelmässig in solchen Zellen vorhanden zu sein, die durch irgend welche äusseren Eingriffe zu abnormem Wachsthum veranlasst sind. So fand PRILLIEUX (I) zahlreiche Zellkerne in den abnorm grossen Zellen verschiedener Gallen und in hypertrophischen Zellen der Wurzeln von *Phaseolus* und *Cucurbita*, die in erhitzter Erde gewachsen waren. Ebenso beobachtete OLIVIER (I) zahlreiche Kerne in den anormal grossen Zellen, die sich in den Wurzeln von *Vicia Faba* unter künstlich hergestellten Wundflächen bildeten. Endlich hat TREUB (II) in den Wurzeln des Zuckerrohres, die von der *Heterodera javanica* befallen waren, namentlich in der Nähe des Kopfes des Parasiten, abnorm grosse Zellen mit zahlreichen Zellkernen aufgefunden.

3. Verbreitung der Kerne bei den Thallophyten. Obwohl NÄGELI (II, 68) schon im Jahre 1844 die Ansicht ausgesprochen hatte, dass höchstwahrscheinlich auch bei den niederen Pflanzen in jeder lebenden Zelle ein Zellkern enthalten sei, hat man doch bis zur Anwendung der Tinctionsmethoden namentlich bei den Pilzen in den meisten Fällen vergeblich nach Zellkernen gesucht und die von NÄGELI als solche gedeuteten Gebilde wurden in den meisten Fällen bei genauerer Untersuchung als Vacuolen, Fetttropfen oder dergl. erkannt. So hat man denn auch bis vor Kurzem fast allgemein angenommen, dass das Vor-

kommen der Zellkerne bei den Algen und Pilzen nur ein sehr beschränktes sei, und es ist auch jetzt noch selbst mit Hilfe unserer besten optischen Instrumente nur in relativ wenigen Fällen möglich, in den lebenden Zellen der Thallophyten Zellkerne zu beobachten. Dagegen ist es mit Hilfe det namentlich von SCHMITZ (I, VI und IX) mit bestem Erfolg angewandten Tinctionsmethoden[1]) in zahlreichen Fällen gelungen, Zellkerne auch in solchen Zellen nachzuweisen, die früher allgemein für kernfrei gehalten wurden. SCHMITZ hat sogar als Resultat seiner Untersuchungen den Satz aufgestellt, dass mit alleiniger Ausnahme der Phycochromaceen und Schizomyceten in den lebenden Zellen sämmtlicher Thallophyten Zellkerne enthalten seien.

a) Algen. Was zunächst die grünen Algen anlangt, so sind, wie zum Theil schon früher bekannt war, zum Theil aber erst durch SCHMITZ nachgewiesen wurde, durch den Besitz von je einem Zellkern in jeder Zelle ausgezeichnet die Familien der *Diatomeen*, *Zygnemaceen*, *Desmidiaceen*, *Pandorineen*, *Palmellaceen*, *Oedogoniaceen* und *Ulvaceen*. Bei einigen Vertretern dieser Familien wie z. B. bei *Spirogyra* tritt der Kern bereits in der lebenden Zelle deutlich hervor, bei den übrigen lässt er sich durch geeignete Tinction relativ leicht nachweisen.

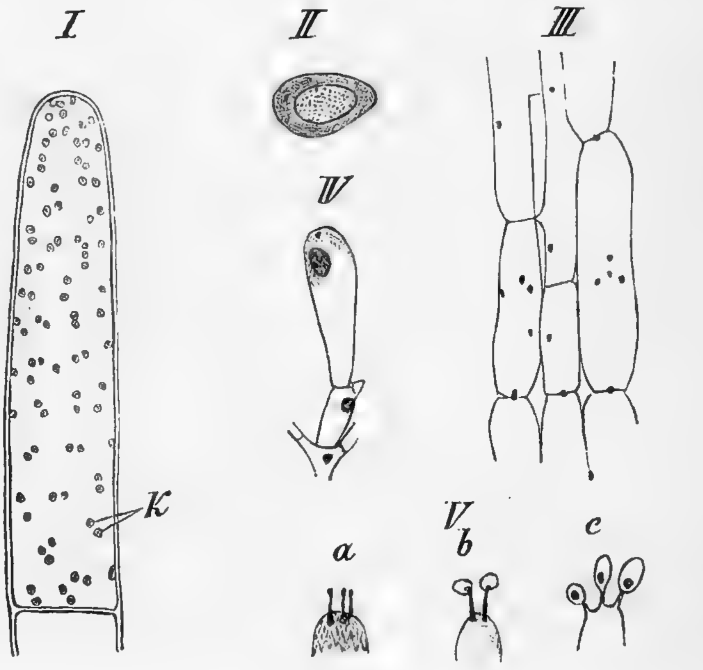


Fig. 4. (B. 540)

I Endzelle von *Cladophora* spec. nach einem Chromsäure-Boraxcarmin-Präparate; nur die meist paarweise zusammenliegenden Zellkerne (k) gezeichnet (190). II *Sacharomyces cerevisiae* nach einem Alkohol-Hämatoxylin-Präparate (SEIBERT $\frac{1}{20}$, II). III Zellen aus dem Inneren des Fruchtkörpers von *Clavaria vermicularis* (580). IV u. V *Trichotoma virgatum*, IV junge Basidie, V a—c zeigt die Einwanderung der Zellkerne in die Sporen (580). (III—V nach ROSENVINGE).

Im Gegensatz zu den soeben aufgezählten Familien ist bei anderen stets eine Anzahl von Zellkernen in jeder Zelle enthalten. Es gilt dies zunächst von den Riesenzellen der *Siphoneen*, bei denen die Zahl der Zellkerne in die Millionen gehen kann. Dieselben sind hier übrigens in den meisten Fällen wie z. B. bei *Caulerpa* (cf. SCHMITZ VI, 7 und STRASBURGER VII, 349) sehr klein und nur an tingirtem Material sichtbar. Bei *Codium* gelang es jedoch BERTHOLD (III) die Zellkerne direkt in der lebenden Pflanze zu beobachten.

Ausserdem sind nach den Beobachtungen von SCHMITZ (l. c.), die zum Theil auch neuerdings von STRASBURGER (VII) bestätigt wurden, durch den Besitz mehrerer Zellkerne in jeder Zelle ausgezeichnet die Gattungen: *Hydrodictyon*, *Urospora*, *Cladophora*, *Microdictyon*, *Anadyomene*, *Siphonocladus*, *Valonia* und *Vaucheria*. Ferner hat HEINRICHER (I) in den Zellen der *Sphaeroplea annulina* das Vorhandensein mehrerer Zellkerne constatirt. Die Kerne von *Cladophora* sind in Fig. 4, I nach einem Chromsäure-Boraxcarmin-Präparate abgebildet; bei dieser

[1]) SCHMITZ (cf. III, 2) benutzt zum Fixiren ausschliesslich concentrirte wässrige Pikrinsäurelösung, die aber vor dem Färben sehr gut ausgewaschen werden muss, zuletzt mit ausgekochtem Wasser. Zum Färben wendet er stets Haematoxylin an.

Gattung ist es übrigens stellenweise möglich, in der lebenden Zelle die Zellkerne zu beobachten; sie liegen dann meist im plasmatischen Wandbelag, stellenweise aber auch in den Plasmaplatten, die den Innenraum der Zellen durchsetzen (cf. Fig. 2, B). Dass wir es hier aber wirklich mit Zellkernen zu thun haben, folgt namentlich aus den von STRASBURGER (VI, 204) beobachteten Theilungsstadien der betreffenden Gebilde, die, wie wir noch näher sehen werden, den Theilungsstadien der ächten Kerne der höheren Gewächse ganz entsprechen. Bei anderen Gattungen sind allerdings die als Kerne aufgefassten Gebilde so klein, dass sie nur mit Hilfe der besten optischen Instrumente beobachtet werden können, wie z. B. bei *Vaucheria*. Es kann somit auch wohl noch nicht in allen Fällen als vollkommen sicher gestellt gelten, dass wir es in den betreffenden Gebilden wirklich immer mit Kernen zu thun haben. Immerhin scheint mir das ganze Verhalten und die Analogie mit verwandten Algen sehr zu Gunsten einer solchen Annahme zu sprechen.

Von Interesse sind unter den grünen Algen endlich noch die *Characeen* (cf. JOHOW I.); bei diesen ist in jeder jugendlichen noch theilungsfähigen Zelle stets nur ein Kern vorhanden, während in älteren Zellen, namentlich in den langen Internodialzellen zahlreiche Zellkerne enthalten sind. Dieselben besitzen hier, wie die Fig. 5, V, die ein Stück einer Blattzelle von *Chara foetida* darstellt, zeigt, eine ganz eigenthümliche Gestalt, die wir alsbald noch eingehender besprechen werden.

Bei den *Phaeophyceen* fand SCHMITZ (I, 128) stets nur einen Kern in jeder Zelle, nur bei *Cystosira barbata* beobachtete er in den Haarzellen der Conceptakeln der Fruchtäste häufig mehrere Kerne.

Bei den *Rhodophyceen* herrscht dagegen eine grosse Mannigfaltigkeit bezüglich der Anzahl der Zellkerne in den vegetativen Zellen. Im Allgemeinen enthalten zwar nach den Untersuchungen von SCHMITZ die Arten mit kleineren Zellen nur einen Kern, während in denen mit grösseren Zellen mehrere Kerne vorhanden sind, doch kommen auch relativ grosse Zellen mit einem einzigen Zellkern vor, der dann allerdings auch eine entsprechend bedeutendere Grösse zeigt. Von Interesse ist es noch, dass während einzelne systematische Gruppen in dieser Beziehung ein gleichartiges Verhalten zeigen, doch auch nahe verwandte Gattungen, ja sogar Arten derselben Gattung sich sehr ungleich verhalten können.

All den genannten Algen gegenüber sollen nun nach SCHMITZ nur die *Cyanophyceen* dadurch ausgezeichnet sein, dass ihnen der Zellkern gänzlich fehlt. Es mag jedoch hervorgehoben werden, dass nach WILLE (I, 243) auch bei einer Alge aus der Familie der Cyanophyceen, nämlich bei *Tolypothrix lanata*, ein Zellkern in jeder Zelle enthalten sein soll; ebenso will auch HANSGIRG (I) für verschiedene Phycochromaceen das Vorhandensein von Zellkernen constatirt haben. Immerhin bleibt aber die bemerkenswerthe Thatsache bestehen, dass es bei den übrigen von verschiedenen Autoren wiederholt daraufhin untersuchten *Cyanophyceen*, obwohl die Zellen derselben bekanntlich häufig eine nicht unbeträchtliche Grösse erreichen können, nicht gelungen ist, Zellkerne nachzuweisen.

b) Pilze. Bei den Pilzen ist im Allgemeinen der Nachweis der Zellkerne mit weit grösseren Schwierigkeiten verbunden als bei den Algen. So wurden denn auch bis vor Kurzem die jungen *Asci* verschiedener Ascomyceten als die einzigen Organe angesehen, in denen eine direkte Beobachtung der Zellkerne in der lebenden Zelle möglich wäre. In der neuesten Zeit hat aber ROSENVINGHE (I) auch in den jungen Basidien einiger *Hymenomyceten*, bevor sich die Sterigmen

an ihnen gebildet hatten, Zellkerne direkt beobachten können. Ferner hat neuerdings EIDAM (I, 207) einen Pilz beschrieben, der zu der Gruppe der *Entomophthoreen* gehört und den er als *Basidiobolus ranarum* bezeichnet, bei dem sich bei genügender Vergrösserung in jeder Mycelzelle ohne irgend welche vorherige Präparation ein Zellkern beobachten lassen soll.

In allen anderen Fällen ist es jedoch gerade in den Mycelfäden nicht möglich direkt am lebenden Materiale Zellkerne zu beobachten. In tingirten Zellen haben jedoch neuerdings verschiedene Forscher stärker gefärbte kugelige Gebilde beobachtet, die ihrem ganzen Verhalten nach mit grösster Wahrscheinlichkeit als Zellkerne zu deuten sind und auch im Folgenden einfach als solche bezeichnet werden sollen, obwohl sie meist so klein sind, dass es nicht möglich ist, an ihnen feinere Strukturverhältnisse wahrzunehmen.

Am genausten sind in dieser Beziehung neuerdings von ROSENVINGE (I) die *Hymenomyceten* untersucht. Von diesen war zuvor nur für *Agaricus campestris* von STRASBURGER (VII, 325) das Vorhandensein mehrerer Kerne in jeder vegetativen Zelle nachgewiesen und ferner hatte WEISS (I, 193) mitgetheilt, dass es in den grossen Zellen, aus denen die Milchröhren von *Lactarius deliciosus* hervorgehen, leicht sei, die Zellkerne zu erkennen. ROSENVINGE fand nun Zellkerne bei 35 untersuchten Arten in allen lebenden vegetativen Zellen und zwar waren meist 2—4 in jeder Zelle enthalten, selten nur einer oder auch mehr als 4 (cf. Fig. 4, III). Er hat ferner bei einigen Arten die Vermehrung der Kerne in den Basidien und das Einwandern derselben in die jungen Sporen beobachtet (cf. Fig. 4, IV und V), die je nach der Art bald einen, bald 2 Kerne enthalten sollen.

Unter den *Ascomyceten* hat SCHMITZ (III, 39) bei *Peziza coerulea* und STRASBURGER (VII, 433) bei *Morchella esculenta* zahlreiche Kerne in jeder Zelle des Mycels aufgefunden. Ebenso verhält sich nach den übereinstimmenden Untersuchungen der beiden genannten Autoren *Penicillium glaucum*, während *Erysiphe communis* nach SCHMITZ (III, 38) nur einen Kern in jeder Zelle enthalten soll. In den Sklerotien von *Claviceps purpurea* fand SCHMITZ (III, 39) dagegen wieder mehrere Kerne in jeder Zelle.

Von den *Aecidiomyceten* hat SCHMITZ (III, 39) *Coleosporium Campanulae* näher untersucht und in jeder Zelle des Mycels meist 2 ziemlich grosse Kerne gefunden; ebenso verhielten sich die Uredosporen.

Der ungegliederte Thallus der einzelligen *Phycomyceten* ist nach den Untersuchungen von SCHMITZ (*Mucor*, *Chaetocladium*, *Olpidiopsis*, *Peronospora*, *Saprolegnia* und *Aphanomyces* VI; *Rhizidium*, *Chytridium* und *Leptomitus* III), A. FISCHER (*Olpidiopsis*, *Rozella* und *Woronina* I) MAUPAS (*Empusa* I) und BÜSGEN (*Leptomitus* u. a. I) durch den Besitz zahlreicher Kerne ausgezeichnet. In den Sporen ist jedoch auch bei diesen meist nur ein Kern vorhanden; nur bei *Chaetocladium Jonesii* fand SCHMITZ (VI, 17) zahlreiche Kerne (meist 4—7). Nach BÜSGEN (I, 283) sollen die Kerne von *Leptomitus* am leichtesten zu beobachten sein; in ihnen konnte der genannte Autor auch, ebenso wie STRASBURGER (VI, 219) bei *Saprolegnia*, ein Kernkörperchen beobachten.

Ueber die *Ustilagineen* liegen neuere Beobachtungen von FISCH (II, 150) vor, nach denen bei diesen im Mycel meist mehrere, in den Sporen stets nur ein Zellkern vorhanden sein soll.

In den Zellen der *Blastomyceten* sollen nach SCHMITZ und STRASBURGER (VII) stets Zellkerne enthalten sein und zwar sollen *Sacharomyces cerevisiae* und *Mycoderma vini* nach SCHMITZ (VI, 18) je einen, *Oidium lactis* einen oder mehrere

Zellkerne in jeder Zelle enthalten. Fig. 4, II, stellt eine Zelle von *Sacharomyces cerevisiae* nach einem Alkohol-Haematoxylin-Präparat dar; ich beobachte bei diesem in der That bei Anwendung starker Objective und des vollen Strahlenkegels des ABBE'schen Beleuchtungsapparates einen dunkler gefärbten Körper, den man aus Analogie mit den übrigen Pilzen sehr wohl für einen Zellkern halten kann, obwohl mir dies immerhin noch nicht vollkommen sichergestellt erscheint.

Die *Myxomyceten* enthalten nach den neueren Untersuchungen von SCHMITZ (III, 39), STRASBURGER (XI) und ZOPF (I, 7, 29; II) sowohl in den Schwärmern, wie in den Amöben und Plasmodien stets Zellkerne. Es gilt dies, wie ZOPF (II, 2, 6) gezeigt, auch von den aller niedersten Myxomyceten, den *Monadinen* CIENKOWSKI's die früher allgemein für kernlos gehalten wurden.

Bei den *Schizomyceten* endlich ist bislang stets vergeblich nach Kernen gesucht worden.

4. Gestalt und Grösse des Zellkernes. Der Zellkern zeigt in seiner äusseren Gestaltung namentlich in jüngeren plasmareichen und noch nicht in die Länge gestreckten Zellen meist nur geringe Abweichungen von der Kugelgestalt mit dem Beginn der Zellstreckung erhält er jedoch gewöhnlich mehr ellipsoidischen Umriss, wobei dann im Allgemeinen seine grösste Achse der grösseren Achse der Zelle gleichgerichtet ist; in ausgewachsenen Zellen endlich erscheint er meist mehr platt gedrückt scheibenförmig; er verliert dann auch häufig mehr und mehr seinen abgerundeten Umriss und kann in verschiedenen Richtungen hin in Spitzen ausgezogen sein, wie dies z. B. in Fig. 5, I, die Zellkerne aus der Epidermis des Blattes von *Hyacinthus* darstellt, der Fall ist. Häufig ist auch die Gestalt des Zellkernes von der Form der ganzen Zelle abhängig; so sind z. B die Zellkerne in den Spaltöffnungszellen von *Phajus grandifolius* nicht nur stark in die Länge gestreckt, sondern auch wie diese halbmondförmig gebogen (cf. Fig. 5, II, K.); eine noch bedeutendere Länge erreichen die Kerne häufig in den langen mechanischen Zellen, wie dies z. B. an Fig. 4, VI, die einen Kern aus einer Bastzelle von *Urtica urens* darstellt, ersichtlich ist.

Ausserdem scheinen unter Umständen auch festere Einschlüsse des Plasmakörpers gestaltsverändernd auf den Zellkern einzuwirken. So fand wenigstens SCHORLER (I, 14) in den Markstrahlen von *Abies alba* »langgestreckte stäbchen- und wurmförmige, hörnchenähnliche und U-förmig gebogene, brillenförmige und unregelmässig gelappte und gezackte Formen«. Es sollen nach den Angaben desselben Autors namentlich auch in den Holzparenchym- und Markstrahlzellen von *Staphylea pinnata* während der Stärkespeicherung die Kerne durch unregelmässige Formen ausgezeichnet sein. Aehnlich dürften sich auch die stärkeführenden Zellen der Samen verhalten. Sehr eigenthümliche Gestalten zeigt der Zellkern auch zuweilen in den Pollenkörnern und Pollenschläuchen. So fand ELFVING (I) in den Pollenkörnern von *Tradescantia* u. a. den in der grösseren Zelle enthaltenen Zellkern sternförmig gelappt (cf. Fig. 5, III). Im Pollenschlauch von *Iris xipium* hatte ferner der ebenfalls aus der grösseren Zelle stammende Kern eine lange fadenförmige Gestalt angenommen (cf. Fig, 5, IV).

Sehr bemerkenswerth sind in dieser Beziehung auch die Zellkerne der Characeen (cf. JOHOW I), wie Fig. 5, V, zeigt, die ein Stück von einer älteren Blattzelle von *Chara foetida* nach einem Pikrinsäure-Hämatoxylin-Präparate darstellt. Es ist dies um so auffallender, als hier an irgend welche Beeinflussung des Zellkernes durch feste Einschlüsse oder dergl. nicht gedacht werden kann.

Uebrigens ist mit den anbei abgebildeten Zellkernen die Mannigfaltigkeit der Formen noch keineswegs erschöpft, vielmehr findet man namentlich in den Rindenzellen und Rhizoiden häufig stark in die Länge gestreckte, stellenweise in ganz feine Fäden ausgezogene Formen. Man könnte bezweifeln, ob man es hier wirklich noch mit echten Kernen zu thun hat; solange jedoch die Funktion des Kernes überhaupt noch nicht sicher festgestellt ist, scheint es mir zwecklos, diese Frage einer Discussion zu unterziehen.

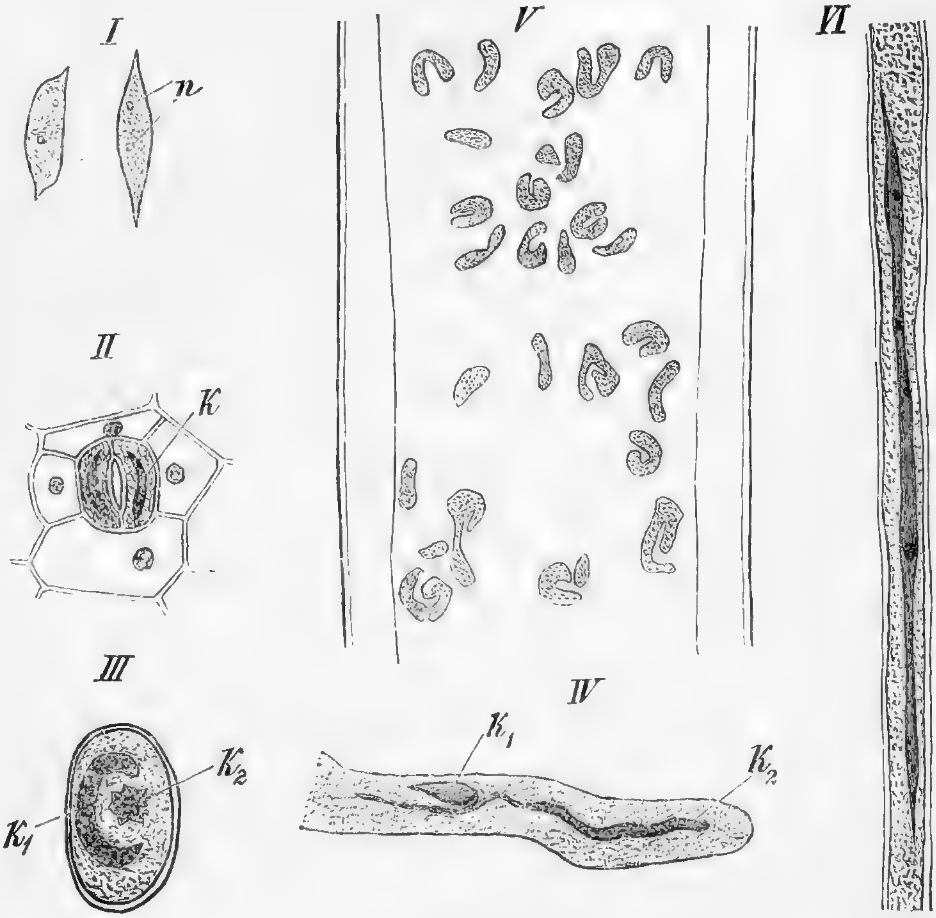


Fig. 5. (B. 541.)

I Zellkern aus der Epidermis des Blattes von *Hyacinthus* (250), n Nucleolus. II Epidermis von *Phajus grandifolius*, k Zellkern (250). III Pollenkorn von *Tradescantia virginica*, IV Pollenschlauchende von *Iris xipium*, k_1 vegetativer Kern, k_2 Kern der grösseren Zelle (300). V *Chara foetida*, Theil einer älteren Blattzelle (91). VI Theil einer Bastzelle von *Urtica urens*. III u. IV nach ELFVING, VI nach KALLEN.

Die absolute Grösse der Zellkerne schwankt innerhalb ziemlich weiter Grenzen; im Allgemeinen sind jedoch die Monocotylen und Gymnospermen durch grosse Zellkerne ausgezeichnet, während die Zellkerne vieler Algen und Pilze, wie z. B. die von *Penicillium* und *Vaucheria* schon an der Grenze der Leistungsfähigkeit des Mikroskopes liegen.

Ueber die Volumveränderungen, welche die Zellkerne in den verschiedenen Altersstadien der Zellen zeigen, liegen einige Messungen von FR. SCHWARZ (I) vor; aus denselben ergiebt sich, dass das Volumen des Zellkerns sowohl im Stengel als auch in der Wurzel zunächst ziemlich schnell zunimmt, später aber allmählich wieder kleiner wird. Das grösste Volumen erreicht der Zellkern bei verschiedenen Pflanzen und Pflanzentheilen in sehr verschiedener Entfernung von der Spitze. So erlangen z. B. nach den Angaben des genannten Autors in den Wurzeln von *Zea Mays* die Zellkerne ihr grösstes Volumen in einer Entfernung von 2,5 mm von der Spitze, die im Stengel von *Phaseolus* dagegen erst in der Entfernung von 80 mm.

5. Ueber die Funktion des Zellkernes lassen sich zur Zeit noch keine sicheren Angaben machen. Vor Allem aber ist die früher sehr verbreitete Ansicht, dass demselben bei der Zelltheilung eine wichtige Rolle zukommen sollte, von den meisten Autoren wieder aufgegeben, nachdem, wie wir noch näher sehen werden, der Nachweis geliefert war, dass Zelltheilung und Kerntheilung in ver-

schiedenen Fällen unabhängig von einander verlaufen können. SCHMITZ (III, 34) und STRASBURGER (I, 241) haben nun neuerdings die Ansicht ausgesprochen, dass die Neubildung der Proteinsubstanz als die physiologische Funktion des Zellkernes anzusehen sei. Irgendwie zwingende Beweise werden jedoch von den genannten Autoren für ihre Hypothese nicht angeführt. Dahingegen hat KLEBS (I, 194) neuerdings einige Versuche beschrieben, die auf eine Beziehung des Zellkernes zur Membranbildung hindeuten. KLEBS fand nämlich an Zellen von *Zygnema*, deren Plasmakörper bei der Plasmolyse in 10% Zuckerlösung in zwei Stücke zerfallen war, dass nur derjenige Theil im Stande war, sich mit einer neuen Membran zu umgeben, der den Zellkern enthielt, während auch die andere Partie des Plasmakörpers noch lange am Leben blieb und sogar am Licht Stärke bilden konnte. Es steht zu erwarten, dass eine weitere Verfolgung dieser Versuche noch zu wichtigen Aufschlüssen über die Funktion des Zellkernes führen wird.

Erwähnen will ich schliesslich noch, dass andere Autoren den Zellkern als den Träger der erblichen Eigenthümlichkeiten ansehen, eine Hypothese, die natürlich einer exacten Behandlungsweise nicht fähig ist.

Kapitel 5.

Feinere Struktur und chemische Beschaffenheit des ruhenden Kernes.

Durch die neueren Untersuchungen von FLEMMING, STRASBURGER, SCHMITZ u. a. wurde konstatirt, dass im ruhenden Zellkern[1]) abgesehen von den meist scharf hervortretenden Kernkörperchen und den allerdings nur in den seltensten Fällen beobachteten fremdartigen Einschlüssen von Proteinkrystalloiden, zwei verschiedene Substanzen vorhanden sind, von denen die eine das sogen. Kerngerüst oder Chromatingerüst bildet, die andere als Kernsaft bezeichnet wird. Ausserdem wird der Kern höchst wahrscheinlich stets durch eine Kernmembran nach aussen hin abgegrenzt.

1. Das Kerngerüst. Dasselbe ist allerdings nur in seltenen Fällen im Kern der lebenden Zelle direkt wahrzunehmen, es tritt aber an den grösseren Kernen nach Zusatz geeigneter Tinctionsmittel meist deutlich hervor, weil es dem Kernsaft gegenüber durch bedeutend stärkere Tinctionsfähigkeit ausgezeichnet ist.

Mit Hilfe der besten derzeitigen optischen Hilfsmittel und der verschiedenartigsten sorgfältig geprüften Präparationsmethoden gelangte nun FLEMMING (I, 100 und 113) zu der Ansicht, dass das Kerngerüst im Allgemeinen aus sehr zarten Fäden besteht, die sich vielfach verästeln und mit einander verwachsen und so ein feines Netzwerk bilden (cf. Fig. 7, I). Ebenso geben nun auch die meisten neueren Beobachter (cf. STRASBURGER III, 249 und GUIGNARD V, 358) zu, dass die direkte Beobachtung in den meisten Fällen ein wahres Netzwerk und nur ausnahmsweise einen knäuelartig gewundenen Faden erkennen lässt. Dennoch halten STRASBURGER und GUIGNARD auch neuerdings noch an der Existens eines zusammenhängenden Fadens im Kerngerüst fest. Nach STRASBURGER ist dieselbe schon deshalb wahrscheinlich, da es sonst auffallen müsste, dass sich bei Beginn der Zelltheilung aus diesem Netzwerk ein so eng gewundener in einander greifende Windungen zeigender Faden herausbilden sollte. So lange

[1]) Der Ausdruck »ruhender Kern« soll im Folgenden, wie auch sonst in der Literatur bereits geschehen, zur Bezeichnung des nicht in Theilung begriffenen Kernes gebraucht werden.

wir jedoch über die Mechanik der Kerntheilung ohne alle Anhaltspunkte sind, scheinen mir derartige Speculationen ohne jede Beweiskraft.

Die Frage, ob alle Kerne ein solches differenzirtes Kerngerüst besitzen, lässt sich zur Zeit noch nicht entscheiden, denn an solchen Kernen, die in Folge ihrer geringen Grösse auch unter Anwendung unserer besten optischen Hilfsmittel kaum noch mit einiger Sicherheit als solche erkannt werden können, lässt sich natürlich eine weiter gehende Differenzirung nicht mehr beobachten. Auf der anderen Seite ist es bei den grösseren Kernen nach Anwendung der geeigneten Präparationsmethoden stets gelungen eine gewisse Differenzirung zu beobachten.

Von Balbiani (I) und Pfitzner (I) wurden nun zunächst an thierischen Objekten im Kerngerüst zwei verschiedene Substanzen unterschieden, von denen die eine stark tinctionsfähige in Form von Kügelchen (Chromatinkugeln nach Pfitzner) einer weniger oder gar nicht tinctionsfähigen Grundmasse eingebettet sein soll. Ebenso haben nun neuerdings Guignard (IV, V), Heuser (I) und Strasburger (III) auch in pflanzlichen Zellkernen eine feinere Structur des Kerngerüstes beobachtet. Strasburger bezeichnet die Chromatinkugeln Pfitzner's als Nucleo-Mikrosomata und die nicht tinctionsfähige Grundsubstanz des Kerngerüstes als Nucleo-Hyaloplasma. Die Nucleomikrosomen sind übrigens nicht nur in verschiedenen Kernen, sondern häufig auch in einem und demselben Kerne von sehr verschiedener Grösse; stellenweise erreichen sie sogar solche Dimensionen, dass sie leicht mit dem sogleich näher zu besprechenden Kernkörperchen verwechselt werden können.

2. Die Kernkörperchen oder Nucleolen bilden meist rundliche Körper. die häufig in Folge stärkerer Lichtbrechung auch in der lebenden Zelle scharf hervortreten. In dem Stammscheitel von *Elodea canadensis* hebt sich z. B. der Nucleolus viel deutlicher gegen die übrige Kernmasse ab, als der ganze Kern gegen das Cytoplasma, so dass man hier bei mässiger Vergrösserung leicht den Nucleolus für den Kern halten könnte.

Sehen wir nun zunächst von dem zeitweiligen Verschwinden der Kernkörperchen während der indirecten Kerntheilung, auf das wir noch im nächsten Kapitel zurückkommen werden, ab, so dürfte sich in den jungen Zellen der höheren Gewächse stets das Vorhandensein von einem oder mehreren Kernkörperchen in jedem Zellkern nachweisen lassen. Die Zahl derselben ist übrigens stets eine geringe, meist ist nur ein Kernkörperchen vorhanden, häufig aber auch 2, selten mehr. Ebenso ist es auch bei den meisten Algen wie z. B. *Spirogyra*, *Oedogonium*, *Cladophora*, den *Diatomeen* und *Florideen*. nicht schwer ein Kernkörperchen nachzuweisen. Ferner beobachtete Berthold (III) ein oder 2—3 Kernkörperchen bei *Derbesia* und *Codium*. Schwieriger ist dieser Nachweis bei den meisten Pilzen, doch wurde bereits pag. 519 hervorgehoben, dass bei *Leptomitus* und *Saprolegnia* der Nachweis von Kernkörperchen gelungen ist. Dahingegen giebt Zopf (I, 7) an, dass den Kernen der *Myxomyceten* ein Nucleolus stets fehlen soll.

In zahlreichen Fällen bleiben nun die Nucleolen auch in den älteren Kernen erhalten, in anderen Fällen sind sie jedoch später nicht mehr nachweisbar; die diesbezügliche Literatur, die irgend welche allgemeineren Schlüsse noch nicht gestattet, wurde bereits von Zacharias zusammengestellt (IV, 292).

Von Interesse ist in dieser Beziehung das Verhalten der *Characeen*-Kerne. An diesen war schon Johow (I) durch Vergleichung fixirter Präparate zu der Ansicht gelangt, dass die Nucleolen sich zunächst in die Länge strecken und schliesslich in ein complicirtes System verzweigter und zum Theil isolirter Stränge übergehen

sollten. Diese Schlüsse hat nun neuerdings ZACHARIAS (IV, 291) durch Beobachtungen an lebenden Rhizoiden-zellen vollkommen bestätigt gefunden. ZACHARIAS konnte unter dem Mikroskop direct in der lebenden Zelle die verschiedenartigsten Gestaltsveränderungen des Nucleolus beobachten.

Schliesslich mag noch auf das eigenartige Verhalten der Nucleolen in den Sexualzellen hingewiesen werden; wie nämlich ZACHARIAS (IV, 289) neuerdings hervorgehoben, verschwinden in denjenigen Zellen, aus denen sich die männlichen Sexualzellen entwickeln, die Nucleolen meist schon vor deren definitiver Ausbildung, während der Nucleolus in der Eizelle stets erhalten bleibt.

Was die absolute Grösse der Nucleolen anlangt, so verhalten sich dieselben nach den Messungen von FRANK SCHWARZ (I) insofern dem ganzen Kerne analog, als ihre Grösse nach Vollendung der Zelltheilungen zunächst zunimmt, um später allmählich wieder abzunehmen. Ausserdem liegen einige Experimente von ZACHARIAS (IV, 293) über die Abhängigkeit der Grösse des Nucleolus von der Beleuchtung vor. Nach diesen soll bei *Galanthus* durch Verdunkelung das Verschwinden der Nucleolen beschleunigt werden, während bei *Spirogyra* durch Lichtabschluss auch nach 14 Tagen keine Aenderung der Nucleolen hervorgebracht wurde.

Ueber die Funktion des Nucleolus lässt sich nach den zur Zeit vorliegenden Untersuchungen noch keine Angabe machen. Es haben zwar bereits verschiedene Autoren diesbezügliche Hypothesen aufgestellt; dieselben ermangeln aber noch sämmtlich einer exacten Begründung. Soviel scheint jedoch schon jetzt sichergestellt, dass die Nucleolen ein besonderes Organ im Zellkern darstellen, das namentlich auch mit dem Kerngerüst nicht einfach zusammengestellt werden darf, wie dies bereits mehrfach geschehen ist. Denn durch eine blosse Berührung zwischen dem Kerngerüst und den Nucleolen kann eine solche Annahme natürlich nicht begründet werden; überdies haben auch verschiedene Autoren, wie wir noch näher sehen werden, direct nachgewiesen, dass sich das Kerngerüst und die Nucleolen gegen Tinctionsmittel und chemische Reagentien vielfach verschieden verhalten. Ich will an dieser Stelle nur erwähnen, dass, wie GUIGNARD (V, 318) mitgetheilt hat, durch ein geeignetes Gemisch von Methylgrün- und Fuchsin-Lösungen die Nucleolen roth, die Chromatinkugeln des Kerngerüstes aber grün gefärbt werden können.

Das Vorhandensein einer feineren Structur der Nucleolen wurde zwar von SCHMITZ (III, 17) behauptet; FLEMMING (I, 152) und andere Autoren konnten jedoch selbst an den grösseren Nucleolen weder im lebenden Zustande, noch nach Behandlung mit Reagentien irgend welche feinere Structur beobachten. Nur das Vorhandensein von Vacuolen wird von dem letztgenannten Autor (I, 151) in einigen Fällen z. B. bei *Spirogyra* constatirt. Vacuolen sind übrigens auch von verschiedenen anderen Autoren in den Nucleolen angetroffen worden.

3. Der Kernsaft, welcher die Maschen des Kerngerüstes ausfüllt, wird allgemein als eine structurlose Masse aufgefasst, die höchst wahrscheinlich eine dickflüssige Beschaffenheit besitzt. Er bleibt bei Tinction mit Safranin und Gentianaviolett, die speciell das Kerngerüst intensiv färben, vollkommen farblos, während Haematoxylin und andere Farbstoffe auch eine schwache Färbung des Kernsaftes bewirken können. Verschiedene Autoren haben aus letzterem Umstande auf den Eiweissgehalt des Kernsaftes geschlossen. Im übrigen fehlt es jedoch gänzlich an Anhaltspunkten über seine stoffliche Zusammensetzung.

Es mag an dieser Stelle noch bemerkt werden, dass CARNOY (I, 239) neuerdings abweichend

von den übrigen Autoren ausser dem chromatischen Kerngerüst noch ein protoplasmatisches Netzwerk im Kern annimmt, das aus gleicher Masse wie das Cytoplasma bestehen soll. Es müssen jedoch erst weitere Untersuchungen darüber entscheiden, ob hier nicht Gerinnungsprodukte Täuschungen veranlasst haben. (cf. FLEMMING I, 176.)

4. Die Kernmembran. Die scharfe Abgrenzung des Kernes gegen das Cytoplasma wird nach den Untersuchungen von FLEMMING (I, 165) durch zwei verschiedene Umstände hervorgebracht. Einerseits sind die Fäden des Kerngerüstes in der Peripherie desselben meist flächenhaft ausgebreitet, so dass sie eine Membran zu bilden scheinen; eine genauere Untersuchung gut tingirter Präparate zeigt jedoch, dass wir es hier nicht mit einer ununterbrochenen Membran, sondern mit einer vielfach durchlöcherten Schicht zu thun haben, die der genannte Autor deshalb auch nicht als eine Membran sondern als chromatische Wandschicht bezeichnet.

Ausserdem gelang es aber FLEMMING in zahlreichen Fällen, so auch bei *Spirogyra*, das Vorhandensein einer — wenn auch zarten — Membran mit voller Sicherheit zu beobachteu. Dieselbe zeichnet sich dem Kerngerüst gegenüber dadurch aus, dass sie mit den specifischen Kerntinctionsmitteln, wie Safranin, nicht gefärbt wird, und nur solche Farbstoffe aufspeichert, die auch das Cytoplasma färben, wie z. B. Haematoxylin. Die mit dem letzteren Reagens behandelten Präparate sollen die Kernmembran am besten erkennen lassen.

Neuerdings hat auch GUIGNARD (V, 316) an einem in Theilung begriffenen Zellkerne aus dem Embryosack von *Lilium candidum* (cf. Fig. 8, I, pag. 536) das Vorhandensein einer Membran mit voller Sicherheit nachweisen können. Dieselbe hatte sich hier nämlich in Folge der Wirkung der Reagentien zum Theil vom Cytoplasma abgehoben und war somit, da das Kerngerüst bereits in der im folgenden Kapitel zu besprechenden Weise in die kurzen dicken Fadensegmente umgewandelt war, auf einer grossen Strecke nach beiden Seiten hin freigelegt. Der genannte Autor konnte sich an diesem Präparate auch davon überzeugen, dass irgend welche Unterbrechungen in der Kernmembran nicht vorhanden sind, wie dies auch von FLEMMING für die thierischen Zellen und *Spirogyra* angegeben wird.

Die Frage ob die Kernmembran aus dem Cytoplasma oder ans der Kernsubstanz entsteht, kann zur Zeit noch nicht entschieden werden; denn das oben erwähnte Verhalten derselben gegen Tinctionsmittel kann natürlich nicht als Beweis für die Entstehung aus dem Cytoplasma angesehen werden. Da sich aber auch ebenso wenig das Gegentheil beweisen lässt, kann man der von STRASBURGER vertretenen Ansicht eine gewisse Berechtigung nicht absprechen, nach der dieselbe als ein Theil des Cytoplasmas aufgefasst wird.

5. Proteinkrystalloide als Einschlüsse des Zellkerns. Als feste Einschlüsse des Zellkerns sind bislang nur Proteinkrystalloide mit Sicherheit constatirt und auch diese besitzen nach den vorliegenden Untersuchungen nur eine geringe Verbreitung. Sie wurden zuerst von RADLKOFER (I) bei *Lathraea Squamaria* beobachtet und zwar sollen sie bei dieser Pflanze in den Oberflächenzellen der Samenknospen am besten ausgebildet sein, sich aber auch in den übrigen Theilen der blüthentragenden Sprosse finden. Sodann hat J. KLEIN (I) Proteinkrystalloide in den Zellkernen von *Pinguicula* und *Ultricularia* aufgefunden, dieselben sollen bei *Pinguicula* namentlich in den Stielzellen der Drüsenhaare aller oberirdischen Theile leicht beobachtet werden können. Ferner finden sich nach RAUNKJÄR (cf. JUST, Jahresbericht 1882, pag. 409 und 1883 pag. 160) Zellkern-Proteinkrystalloide

in verschiedenen *Pyrola*-Arten, namentlich im Blüthenboden. Endlich hat in neuester Zeit LEITGEB (I) eine weitere Pflanze namhaft gemacht, in deren Zellkernen wenigstens in bestimmten Organen ebenfalls constant Proteinkrystalloide anzutreffen sein sollen; es ist dies *Galtonia candicans*. Dieselben sollen bei dieser Pflanze in der Epidermis der Perigonblätter und Staubgefässe am schönsten ausgebildet sein, aber auch ausserdem in verschiedenen oberirdischen Organen vorkommen.

Ausserdem sind noch zwei Fälle bekannt geworden, in denen die Proteinkrystalloide jedoch mehr sporadisch aufzutreten scheinen: so giebt zunächst KALLEN (I, 79) an, dass er — allerdings nur in seltenen Fällen — Proteinkrystalloide in den Borstenhaaren von *Urtica urens* beobachtet habe; sodann hat H. SCHENCK (I, 24) das Vorkommen von Proteinkrystalloiden in den Zellkernen der Borstenhaare von *Campanula Trachelium* constatiren können.

Der Form nach lassen sich nach den vorliegenden Untersuchungen zwei verschiedene Arten von Proteinkrystalloiden unterscheiden. In den meisten Fällen (*Lathraea*, *Pinguicula*, *Utricularia* und *Pyrola*) bilden sie quadratische oder rectanguläre Tafeln, die meist in grösserer Anzahl (oft zu 20 und mehr) in demselben Zellkern sich befinden und häufig ähnlich wie die Geldstücke in einer Geldrolle an einander gereiht sind. Bei *Galtonia*, *Urtica* und *Campanula* besitzen sie dagegen eine mehr gestreckte, prismenförmige Gestalt; nach KALLEN sollen bei *Urtica* zuweilen auch gekrümmte Formen auftreten. Die Anzahl der in einem Zellkern enthaltenen Krystalloide ist in diesen Pflanzen meist geringer; bei *Campanula* soll nach SCHENCK stets nur ein Krystalloid in einem Zellkern enthalten sein.

Auf die krystallographischen und physikalischen Eigenschaften der Proteinkrystalloide komme ich in einem späteren Kapitel zurück.

Was die chemische Zusammensetzung der Zellkern-Proteinkrystalloide anlangt, so wurde schon von RADLKOFER (I) mit Hilfe der bekannten microchemischen Proteinreactionen nachgewiesen, dass dieselben bei *Lathraea* aus proteinartiger Substanz bestehen; dasselbe wurde ebenso auch für die übrigen Pflanzen von den verschiedenen Autoren constatirt. In Wasser sind die Proteinkrystalloide höchst wahrscheinlich stets unlöslich; denn wenn auch beim Absterben der betreffenden Zellen in reinem Wasser meist eine Lösung der Proteinkrystalloide eintritt, so ist dies höchstwahrscheinlich dem Säuregehalt des Zellsaftes zuzuschreiben. Wenigstens fand LEITGEB, dass die Proteinkrystalloide von *Pinguicula* nach der Tödtung der Zellen ungelöst bleiben, wenn er die abgezogene Epidermis zuvor einige Tage lang in der feuchten Kammer gehalten hatte, in der die Zellen vollkommen lebensfähig blieben, ihren Säuregehalt aber verloren.

Ueber die Funktion der Proteinkrystalloide gestatten die vorliegenden Untersuchungen noch kein sicheres Urtheil. Durch einige Beobachtungen von LEITGEB (I, 120) ist jedoch sichergestellt, dass die Proteinkrystalloide im Stoffwechsel wieder verbraucht werden können. Der genannte Autor beobachtete nämlich eine ganz allmähliche Auflösung der Proteinkrystalloide, als er Winterknospen von *Pinguicula* im Dunkeln auswachsen liess. Ein vollständiges Verschwinden der Proteinkrystalloide trat ferner auch in den Perigonblättern von *Galtonia* ein. Aus letzterer Beobachtung kann man jedoch keineswegs auf eine Wanderung der Masse der Krystalloide nach dem Samen hin schliessen, denn das Verschwinden der Krystalloide fand nach LEITGEB in gleicher Weise auch an den isolirten Perigonblättern statt.

6. Chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Obwohl über die chemi-

schen Eigenschaften des Zellkerns eine sehr umfangreiche Literatur vorliegt, die vor Kurzem von ZACHARIAS (II, 627) zusammengestellt wurde, fehlen in dieser Hinsicht irgendwie sichergestellte Resultate noch fast gänzlich. Vor Allem scheint es mir geboten, besonders hervorzuheben, dass die Ausdrücke Chromatin, chromatische und achromatische Substanz u. dergl., die auch im Obigen wiederholt angewandt wurden, keineswegs etwa zur Bezeichnung irgend welcher bestimmter chemischer Verbindungen dienen können; sie beziehen sich vielmehr nur auf das Verhalten zu ganz bestimmten Farbstoffen, das über die stoffliche Zusammensetzung der betreffenden Körper keinen Aufschluss geben kann.

Als wahrscheinlich ist es jedoch nach den vorliegenden Untersuchungen anzusehen, dass im Zellkern neben den eigentlichen Eiweissstoffen das Nuclein sehr verbreitet ist. Es ist dies eine Verbindung oder eine Gruppe von verwandten Verbindungen, die den Proteinstoffen zwar in chemischer Beziehung wohl sehr nahe stehen, sich von diesen aber durch den Gehalt an Phosphor und dadurch, dass sie von angesäuerter Pepsinlösung nicht in Lösung übergeführt werden, unterscheiden. Uebrigens sind die chemischen Eigenschaften der Nucleine noch weniger sicher erforscht als die der Eiweissstoffe, und es ist auch namentlich ihre Beziehung zu diesen noch nicht festgestellt (cf. ZACHARIAS II, 639).

Schliesslich sei noch bemerkt, dass die Nucleolen, für die bereits verschiedene Autoren ein von dem Kerngerüst abweichendes Verhalten gegen Tinctionsmittel constatirt hatten, nach den neueren Untersuchungen von ZACHARIAS (IV, 262) kein Nuclein enthalten, sondern vorwiegend aus Eiweissstoffen und Plastin bestehen sollen.

Kapitel 6.

Kerntheilung und Kernverschmelzung.

Eine Neubildung von Kernen durch direkte Differenzirung aus dem Cytoplasma der Zelle findet nach unseren jetzigen Kenntnissen niemals statt; wenigstens ist in allen den Fällen, wo man früher ein Verschwinden und Wiedererscheinen der Kerne glaubte annehmen zu müssen, namentlich durch die umfassenden Untersuchungen von STRASBURGER und SCHMITZ nachgewiesen, dass dies Verschwinden nur ein scheinbares ist und dass in den meisten Fällen die complicirten Veränderungen, welche der Kern während der Theilung erleidet, die Täuschung der älteren Autoren veranlasst haben.

Allerdings ist noch vor Kurzem von PROHASKA (I und II) ein Fall beschrieben worden, in dem eine Neubildung von Kernen stattfinden sollte. Nach den Beobachtungen dieses Autors sollten nämlich im Embryosack verschiedener *Daphne* spec. nach der Befruchtung zahlreiche Kerne durch direkte Differenzirung im plasmatischen Wandbelag entstehen und später zu Endospermkernen werden. Nach STRASBURGER's Untersuchungen (VIII und IX) haben wir jedoch die von PROHASKA als junge Kerne gedeuteten Gebilde als eigenartige Plasmaansammlungen, zum Theil auch als inhaltleere Vacuolen aufzufassen, die zu den Endospermkernen in keiner genetischen Beziehung stehen. In der That konnte STRASBURGER neben jenen fraglichen Gebilden auch das Vorhandensein und die Theilung des normalen Embryosackkernes beobachten.

Ebenso ist übrigens auch in thierischen Zellen eine Neubildung von Kernen in keinem Falle mit voller Evidenz nachgewiesen; immerhin liegen in dieser Hinsicht noch einige nicht völlig aufgeklärte Beobachtungen vor (cf. FLEMMING, I, 366).

Alle Vermehrung der Kerne beruht somit, soviel wir zur Zeit mit Sicherheit

constatiren können, auf **Theilung** bereits vorhandener Kerne. Wir haben nun in dieser Hinsicht zwei verschiedene Theilungsmodi zu unterscheiden: die **direkte Theilung** (**Fragmentation**) und die **indirekte Theilung** oder **Karyokinese**. Bei der ersteren wird der Mutterkern durch einfache Abschnürung in zwei Tochterkerne zerlegt, während bei der indirekten Kerntheilung sich tiefgreifende Umlagerungen in der Substanz des Kernes abspielen, die die noch näher zu besprechenden charakteristischen Kerntheilungsfiguren veranlassen. Da somit die direkte Theilung unstreitig als der bei Weitem einfachere Process gelten muss, so wollen wir auch mit der Besprechung derselben beginnen, obwohl ihre Verbreitung eine viel beschränktere ist, als die der indirekten Kerntheilung.

1. Direkte Kerntheilung.

Da es bislang noch in keinem Falle gelang, die direkte Kerntheilung in der lebenden Pflanzenzelle in ihren verschiedenen Stadien zu verfolgen, so kann man natürlich nur auf indirektem Wege auf das Vorkommen derselben und auf die Art und Weise ihres Verlaufes schliessen. Als Beweis für die Existenz der direkten Kerntheilung hat man es nun namentlich angesehen, wenn es nicht gelang in Zellen, in denen unstreitig eine Vermehrung der Zellkerne stattfinden musste, irgend welche Bilder aufzufinden, die auf eine Vermehrung der Kerne durch indirekte Theilung schliessen liessen und wenn ferner die Zellkerne in den betreffenden Zellen Formen zeigten, die auf eine direkte Kerntheilung hindeuteten, wenn dieselben also namentlich in der Mitte eingeschnürt oder in zwei Hälften auseinander gezogen waren, die nur noch durch schmale Verbindungsfäden zusammenhingen. Es leuchtet jedoch ein, dass beide Kriterien mit grosser Vorsicht angewandt werden müssen; denn da die indirekte Kerntheilung relativ schnell verläuft und wir über die Bedingungen, unter denen sie eintritt, noch völlig im Unklaren sind, so kann dieselbe natürlich leicht übersehen werden, namentlich in solchen Fällen, in denen überhaupt nur wenige Kerntheilungen in relativ langer Zeit erfolgen. Ferner können aber auch die angeführten Gestalten des Zellkerns nicht als vollgiltige Beweise für die direkte Kerntheilung angesehen werden; denn abgesehen davon, dass der Zellkern häufig die verschiedenartigsten Gestalten zeigt, ohne dass deswegen auch zugleich stets eine Vermehrung der Kerne erfolgte, können namentlich auch Bilder, die in Wirklichkeit durch Kernverschmelzung entstanden sind, zu Täuschungen Veranlassung geben.

Immerhin dürfte das Vorhandensein von allen Uebergangsstufen zwischen dem normalen rundlichen Kerne, den vermeintlichen Theilungsstadien und den schliesslich getrennten Kernen mit grosser Wahrscheinlichkeit für das thatsächliche Vorhandensein der direkten Kerntheilung sprechen. Jedenfalls lässt sich aber schon jetzt mit voller Sicherheit behaupten, dass bei den höheren Gewächsen die **Verbreitung** der direkten Kerntheilung nur eine sehr beschränkte ist. Sie ist zunächst nur auf diejenigen Fälle beschränkt, in denen mit der Kerntheilung keine Zelltheilung mehr Hand in Hand geht und auch in diesen Fällen keineswegs ausnahmslos anzutreffen: es gehören ja die Kerntheilungen im Embryosack mit zu den schönsten Beispielen der indirekten Kerntheilung und auch in den Bastzellen und ungegliederten Milchröhren der pag. 515 erwähnten Pflanzen hat TREUB (I) eine Vermehrung der Kerne durch indirekte Theilung constatiren können.

Demgegenüber scheint nun aber in den älteren mehrkernigen Parenchymzellen die Vermehrung der Kerne stets durch direkte Theilung zu erfolgen (cf. JOHOW II und STRASBURGER XII). Dasselbe soll ferner auch nach den An-

gaben der pag. 516 erwähnten Autoren in den mehrkernigen hypertrophischen Zellen der Fall sein.

Unter den niederen Gewächsen ist die direkte Kerntheilung mit einiger Sicherheit nur für die älteren Zellen der *Characeen* nachgewiesen (cf. JOHOW I). Es finden sich zwar noch verschiedene Angaben über direkte Kerntheilung bei anderen Thallophyten in der Literatur, es ist hier jedoch noch zweifelhaft, ob nicht der Umstand, dass es bei ihnen bisher nicht gelang, die Stadien der indirekten Theilung aufzufinden, der Kleinheit der in Frage kommenden Körper und den Schwierigkeiten der Präparation, namentlich der geeigneten Fixirung und Tinction, zuzuschreiben ist.

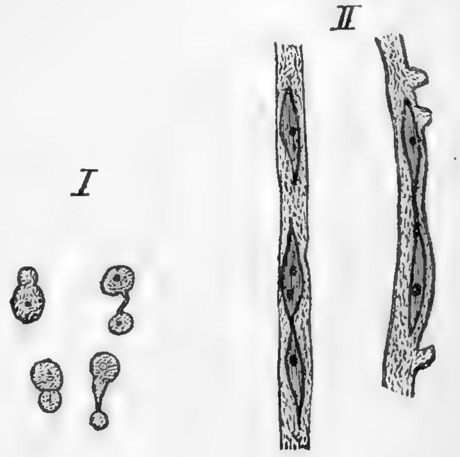


Fig. 6. (B. 542.)

I Zellkerne aus dem Parenchym eines alten Internodiums von *Tradescantia virginica* (140). II Zellkerne aus Bastzellen von *Urtica urens*. II nach KALLEN.

Was nun die Art und Weise der Theilung anlangt, so scheint dieselbe namentlich häufig in der Weise vor sich zu gehen, dass der Kern sich zunächst in die Länge streckt, sich dann in der Mitte immer mehr verdünnt, so dass allmählich die beiden Kernhälften nur noch durch ein sehr feines Verbindungsstück verbunden bleiben, das häufig sogar in einen langen Faden ausgezogen sein kann. Durch ein Zerreissen des Verbindungsstückes wird dann schliesslich die vollständige Trennung der beiden Tochterkerne bewirkt (cf. Fig. 6, I u. II).

Eine ganz abweichende Art der direkten Kerntheilung will neuerdings KALLEN (I, 68) in den Bastzellen von *Urtica urens* constatirt haben. Es sollen nämlich zunächst im Kerne Vacuolen auftreten, durch deren Ausdehnung derselbe schliesslich in zwei oder mehrere Stücke zerlegt werden soll. Ich muss jedoch bemerken, dass durch die von KALLEN gegebenen Zeichnungen ein Beweis für einen solchen Theilungsmodus nicht erbracht wird und dass etwas ähnliches noch von keinem anderen Autor beobachtet wurde.

Auffallen muss es noch, dass in allen den Zellen, in denen die direkte Kerntheilung angenommen wird, die vermeintlichen Theilungsstadien so ungemein häufig angetroffen werden, während doch meist nur sehr wenig Theilungen in denselben stattfinden. So findet man in den älteren Zellen der *Tradescantia*-Internodien meist nicht mehr als zwei Kerne, und doch sind hier in den Markzellen die vermeintlichen Theilungsstadien durchaus nicht selten. Stellenweise zeigen die Kerne sogar ein fast traubenförmiges Ansehen, so dass hier eine gleichzeitige Zerlegung in eine grosse Anzahl bis gegen 10 Kerne stattfinden müsste. Man könnte nun zur Erklärung dieser Thatsache die Annahme machen, dass die direkte Kerntheilung sich sehr langsam abspielt, wahrscheinlicher scheint es mir jedoch, dass die vermeintlichen Stadien der direkten Kerntheilung überhaupt nicht alle wirkliche Theilungsstadien darstellen, dass vielmehr in den betreffenden Zellen der Kern fortwährenden Gestaltveränderungen unterworfen ist, die nur selten zu einer wirklichen Theilung des Kernes in zwei Tochterkerne führen. Ob sich nun diese Gestaltveränderungen aber ganz allmählich vollziehen oder ob die Kerne in den betreffenden Zellen eine, wenn auch langsame, amoeboide Bewegung ausführen, muss aus Mangel an Untersuchungen am lebenden Material dahingestellt bleiben. Ich will nur bemerken, dass nach ZOPF (II, 15) die Kerne verschiedener *Monadinen* in der That amoeboide Bewegungen machen.

Schliesslich mag noch erwähnt werden, dass namentlich früher verschiedene Autoren die direkte Kerntheilung als eine den Verfall des Kernes charakterisirende Eigenthümlichkeit angesehen und als Fragmentation bezeichnet haben: es scheint mir jedoch zur Zeit nicht möglich, für die Berechtigung einer solchen Annahme irgendwelche stichhaltigen Gründe anzuführen.

Auf die Frage, ob zwischen der direkten und indirekten Kerntheilung Uebergänge vorhanden seien, werden wir noch am Ende des nächsten Abschnittes zu sprechen kommen.

2. Indirekte Kerntheilung oder Karyokinese.

Für das Studium der indirekten Kerntheilung sind unstreitig die schon mehrfach erwähnten Tinctionsmethoden von der grössten Bedeutung. Denn wenn auch viele von den an fixirten und tingirten Präparaten gewonnenen Resultaten durch Beobachtungen an lebenden Zellen bestätigt sind, so sind doch in Folge der geringen Lichtbrechungsdifferenzen und der zum Theil sehr grossen Zartheit der in Frage kommenden Gebilde an lebenden Zellen selbst mit den besten optischen Hilfsmitteln nicht alle Einzelheiten des Theilungsprocesses zu verfolgen. Natürlich sind nun aber auch nicht alle in beliebiger Weise fixirten und tingirten Präparate im Stande zuverlässige Resultate zu liefern; vielmehr müssen der zum Theil sehr grossen Zartheit der zu untersuchenden Objekte gemäss die anzuwendenden Methoden mit um so grösserer Sorgfalt und Kritik auf ihre Brauchbarkeit geprüft werden. In dieser Hinsicht hat sich namentlich Flemming sehr verdient gemacht und die von diesem Forscher empfohlenen Methoden können in der That einen hohen Grad von Zuverlässigkeit beanspruchen.

Wenn nun auch die Kerntheilungsvorgänge erst in einer geringen Anzahl von Fällen mit der genügenden Gründlichkeit erforscht sind, so haben die zur Zeit vorliegenden Untersuchungen doch bereits das höchst bemerkenswerthe Resultat geliefert, dass in den am besten untersuchten Fällen zwischen dem Theilungsmodus pflanzlicher und thierischer Kerne in allen wichtigen Punkten die grösste Aehnlichkeit besteht. Indem ich auf diesen Punkt später zurückkomme, möchte ich an dieser Stelle nur noch betonen, dass es natürlich sehr wünschenswerth sein muss, für die bei der thierischen und pflanzlichen Karyokinese gemeinsam zu beobachtenden Erscheinungen auch eine einheitliche Nomenclatur anzuwenden. Es scheinen mir nun in dieser Hinsicht die von Flemming in seinem schon mehrfach citirten grundlegenden Werke (I) gebrauchten Ausdrücke am meisten zu einer solchen Verallgemeinerung geeignet und es sollen dieselben auch im Folgenden, so weit irgend möglich, angewandt werden.

A. Kerntheilung bei den Cormophyten.

Im Folgenden mögen zunächst an einem Beispiele, an dem dank der Untersuchungen von Flemming, Heuser und Strasburger die Metamorphosen des Kernes während der indirekten Theilung am besten bekannt sind, die einzelnen Phasen der Karyokinese in ihren Hauptmomenten beschrieben werden; und zwar wähle ich hierzu die Kerne aus dem Embryosack von *Fritillaria imperialis.*

Diese sind in Folge ihrer bedeutenden Grösse und guten Präparationsfähigkeit zur Untersuchung sehr gut geeignet; ausserdem sind sie auch deswegen ganz besonders günstig zum Studium der Kerntheilung, weil, wie Soltwedel (I, 354) zuerst beobachtet, die Kerntheilung stets am einen Ende des Embryosackes beginnt und von hier kontinuirlich und ziemlich schnell

nach dem anderen Ende hin fortschreitet[1]). Man trifft in Folge dessen an einem frei präparirten Wandbeleg, der überhaupt Theilungsstadien enthält, meist alle aufeinanderfolgenden Stadien nebeneinander an und überdies in der Reihenfolge, in der die einzelnen Stadien aufeinanderfolgen.

Indirekte Kerntheilung im Embryosack von *Fritillaria imperialis.*

Das verschiedenartige Verhalten gegen gewisse Farbstoffe, wie Safranin und Gentianaviolett, lehrt zunächst, zwei verschiedene Substanzen in den karyokinetischen Figuren zu unterscheiden; während nämlich ein Theil der Kernfigur bei geeigneter Präparationsweise durch die genannten Farbstoffe intensiv gefärbt wird, bleibt der andere, wie auch das Cytoplasma, vollkommen farblos. Diese beiden Substanzen lassen sich nun während des ganzen Verlaufes der Karyokinese getrennt verfolgen und es soll denn auch mit Rücksicht auf die verschiedene Tinctionsfähigkeit nach der von FLEMMING eingeführten Terminologie zwischen einer chromatischen und einer achromatischen Kernfigur unterschieden werden. Es mag jedoch gleich hervorgehoben werden, dass die achromatische Kernfigur durch andere Farbstoffe, wie z. B. Haematoxylin, ebenfalls gefärbt wird, wenn auch meist etwas weniger intensiv, als die chromatische Kernfigur.

I. In der Metamorphose der chromatischen Kernfigur, die unstreitig den am meisten in die Augen fallenden Theil der gesammten karyokinetischen Figur darstellt, sollen nun mit FLEMMING 5 verschiedene Stadien unterschieden werden. Dieselben sind in der nebenstehenden Fig. 7 in II—VI nach Zeichnungen von HEUSER (I) und SRASBURGER (III) dargestellt und werden von FLEMMING als Knäuelform (Spirem), Sternform (Aster), Umlagerungsfigur (Metakinesis), Sternform der Tochterkerne (Dyaster) und Knäuelform der Tochterkerne (Dispirem) bezeichnet.

Die während dieser 5 Phasen eintretenden Veränderungen der chromatischen Figur lassen sich nun kurz in folgender Weise charakterisiren:

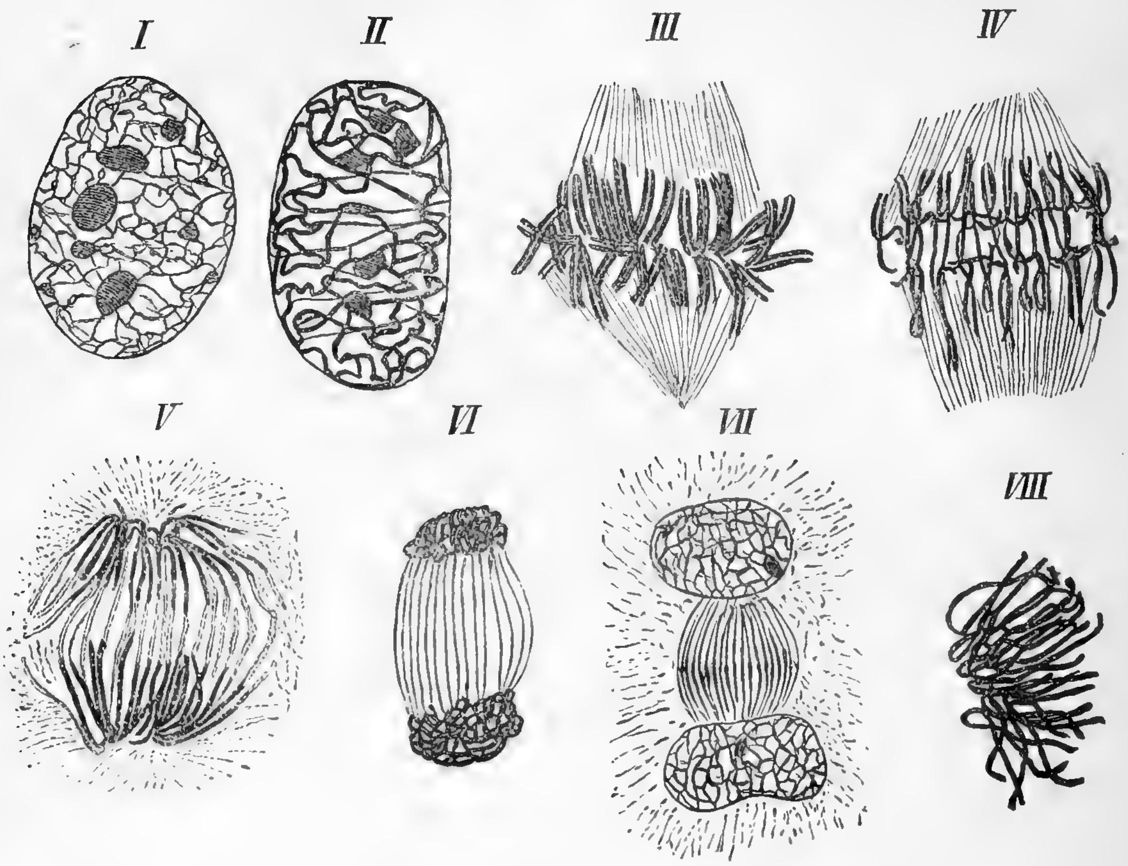
1. Das in Fig. II abgebildete Fadenknäuel oder Spirem bildet sich aus dem Kerngerüst des ruhenden Kernes (I) dadurch, dass sich die zarten Balken desselben durch Contraction oder Verschmelzung immer mehr verdicken und unter Aufhebung von Anastomosen schliesslich zu einem einzigen zusammenhängenden Faden, dem »Kernfaden« werden. Dieser zeichnet sich, wie eine Vergleichung der Figuren I und II sofort erkennen lässt, dem feinen Netzwerk des ruhenden Kernes gegenüber ausser durch seine viel bedeutendere Mächtigkeit auch namentlich durch seinen glatten Umriss und seine gleichmässige Dicke aus.

2. In der zweiten Phase der Kerntheilung wird zunächst der Kernfaden immer kürzer und entsprechend dicker, seine wellenförmigen Biegungen verschwinden immer mehr, und gleichzeitig zerfällt er in eine Anzahl ungefähr gleich langer Fadenstücke. Dieselben sind ungefähr in der Mitte eingeknickt und anfangs derartig orientirt, dass sie der Aequatorialebene[2]) parallel laufen und mit den freien Enden alle nach einer Seite gerichtet sind (cf. Fig. VIII, die ein Uebergangsstadium

[1]) Eine solche gleichzeitige Theilung in einer grossen Anzahl benachbarter Zellkerne kommt übrigens auch in anderen Geweben häufig vor, so beobachtete z. B. TREUB (I, III) ein gleiches Verhalten in den Antheridienfäden von *Chara* und in den Bastzellen und ungegliederten Milchröhren.

[2]) Man bezeichnet allgemein bei der Beschreibung der Teilungsfiguren diejenigen Enden der Kerne, welche in die Richtung fallen, in der die Kerne später auseinanderweichen, als Pole, die Verbindungslinie der Pole als Achse und die auf dieser in deren Mitte senkrecht stehende Ebene als Aequatorialebene.

zwischen Spirem und Aster darstellt). Durch eine Drehung von 90° wird jedoch alsbald bewirkt, dass die Segmente zumeist der Längsache parallel laufen: zum Theil strahlen sie aber auch vom Aequator frei nach aussen hin. Fig. III. stellt



(B. 543.) Fig. 7.

Kerntheilungsstadien aus dem Wandbeleg von *Fritillaria imperialis.* I—III u. V—VII nach HEUSER, IV u. VIII nach STRASBURGER.

die fertig ausgebildete Sternform dar; die Segmente sind in dieser immer dicker und kürzer geworden und derartig in der Nähe des einen Endes umgebogen, dass das kürzere Stück in die Aequatorialebene fällt. Die Segmente haben ferner inzwischen ihren mehr rundlichen Querschnitt verloren und sind bandartig verbreitert; es ist in ihnen auch bereits eine farblose Längszone in der Mitte wahrnehmbar, in der schliesslich die Längsspaltung der Segmente erfolgt.

3. In dem nun folgenden Stadium der Metakinesis, das auch wohl als Aequatorialplatte bezeichnet wird, findet die Trennung der chromatischen Substanz in die chromatischen Figuren der beiden Tochterkerne statt, und zwar in der Weise, dass von den beiden durch Längsspaltung aus einem jeden Segmente hervorgehenden Hälften je eine in jeden Tochterkern wandert.

4. Nach Trennung der Segmenthälften rücken dieselben nach den Polen zu weiter auseinander und strecken sich namentlich an dem dem Aequator zugerichteten Ende gerade. Es entsteht so die Fig. V abgebildete Sternform der Tochterkerne (Dyaster).

5. Die Tochterknäuelform (Dispirem) bildet sich dann in der Weise, dass die nach dem Aequator hin gerichteten Enden der Fadensegmente eingezogen werden, dass diese sich wellenförmig krümmen und mit den Enden in der Weise verschmelzen, dass wieder ein zusammenhängender Kernfaden entsteht. (cf. Fig. VI.)

6. Aus dem Fadenknäuel des Tochterkernes bildet sich nun endlich in der

Weise das Kerngerüst des fertigen Tochterkernes, dass der Kernfaden immer feiner und unregelmässiger wird, seine Krümmungen immer mehr zunehmen und schliesslich durch Anastomosenbildung ein echtes Netzgerüst gebildet wird, (cf. Fig. VII) wie wir dies vor dem Beginn der Karyokinese in dem ruhenden Mutterkern antrafen (Fig. I).

II. Bedeutend einfacher verhält sich die achromatische Kernfigur während der Karyokinese. Dieselbe entsteht nach der Bildung des Spirems und ist erst in der Sternform deutlich sichtbar (cf. Fig. 7, III). Sie erscheint dann in Form feiner Fäden, die vom Aequator aus sich nach den Polen hin zusammenneigen, ohne sich jedoch genau in einem Punkte zu treffen. Diese achromatischen Fäden, die in Uebereinstimmung mit Flemming als Spindelfasern bezeichnet werden mögen, bleiben nun während des gesammten weiteren Verlaufs der Karyokinese erhalten. Es ist sogar aus Fig. VII ersichtlich, dass die Spindelfasern auch nach der vollkommenen Ausbildung der Tochterkerne noch mindestens die gleiche Mächtigkeit besitzen, als bei ihrem ersten Auftreten. Diese Figur zeigt ferner, dass in der Mitte der Spindelfasern knotenförmige Verdickungen auftreten. Es mag gleich jetzt hervorgehoben werden, dass an dieser Stelle, wenn mit den Kerntheilungen Zelltheilungen Hand in Hand gehen, die Cellulosemembran gebildet wird, dass aber die in unserem Falle in der Mitte der Spindelfasern auftretenden Knötchen, die sonst das erste Anzeichen der Membranbildung bilden, später ebenso wie die Spindelfasern selbst wieder verschwinden.

III. Schliesslich mag noch auf das Verhalten der Nucleolen, der Kernmembran und des Cytoplasmas während der karyokinetischen Kerntheilung hingewiesen werden.

Die Nucleolen sind, wie aus Fig. 7, III, ersichtlich ist, schon in der Phase der Sternform nicht mehr nachzuweisen. Sie verschwinden denn auch in der That ungefähr gleichzeitig mit der Segmentirung des Kernfadens. Sie treten in den Tochterkernen erst wieder auf, wenn das Fadenknäuel desselben bereits in das Kerngerüst des ruhenden Kernes übergegangen ist (cf. Fig. 7, VII).

Die Kernmembran verschwindet ebenfalls während der Karyokinese und zwar stets vor der Ausbildung der Sternform, so dass von dieser Phase an eine scharfe Abgrenzung zwischen Kern und Cytoplasma nicht mehr möglich ist. Um die Tochterkerne bildet sich eine neue Membran in der Phase des Dispirems.

Für die Vorgänge im Cytoplasma ist unser Beispiel weniger günstig. Es ist jedoch immerhin aus Fig. 7, V u. VII, ersichtlich, dass zur Zeit der Karyokinese in der Umgebung des Kernes das Cytoplasma eine gewisse strahlenförmige Structur zeigt, und dass die Radien derselben ungefähr nach den Polen der achromatischen Kernspindel gerichtet sind.

Nach obiger Orientirung über die Hauptmomente der indirekten Kerntheilung sollen nun zunächst einige Einzelheiten des karyokinetischen Prozesses etwas eingehender besprochen werden, die zum Theil in dem obigen Beispiel nicht so gut zu beobachten sind, zum Theil auch zur Zeit noch von den verschiedenen Autoren in verschiedener Weise angegeben und gedeutet werden. Zugleich soll hierbei auch auf einige an verschiedenen Pflanzen zu beobachtende Abweichungen von dem oben geschilderten Beispiele aufmerksam gemacht werden.

Zunächst ist hervorzuheben, dass ein sehr verschiedenartiges Aussehen der Kernfiguren dadurch hervorgebracht werden kann, dass die Zahl und Gestalt

der chromatischen Fadensegmente eine verschiedene ist. So ist z. B. die Fig. 8, II, die den Beginn der Metakinese des primären Embryosackkernes von *Lilium candidum* darstellt, von der Fig. 7, III, durch eine bedeutend geringere Zahl und Länge der Kernfadensegmente unterschieden.

Während es nun bei *Fritillaria* nicht wohl möglich ist, die Zahl der gebildeten Fadensegmente mit voller Sicherheit zu constatiren, hat GUIGNARD (V, 320) festgestellt, dass bei der ersten Theilung des primären Embryosackkerns von *Lilium candidum* stets 12 Segmente gebildet werden. In anderen Fällen hat der genannte Autor (V, 333) auch 16 Segmente beobachtet; doch scheint in dieser Beziehung auch nach den Angaben GUIGNARD's keine vollständige Constanz vorhanden zu sein.

Besondere Beachtung verdient ferner die Längsspaltung der Fadensegmente und das Hinüberwandern je einer Segmenthälfte nach jedem Tochterkerne hin, denn es wird hierdurch natürlich eine sehr gleichmässige Vertheilung der chromatischen Substanz des Mutterkernes auf die Tochterkerne bewirkt.

Die Längsspaltung der Fadensegmente, die von FLEMMING zuerst an thierischen und einigen pflanzlichen Objekten aufgefunden wurde, deren allgemeine Verbreitung an pflanzlichen Zellen zuerst von GUIGNARD (IV) nachgewiesen wurde, kann nun in verschiedenen Phasen der Karyokinese erfolgen; meist tritt sie jedoch erst nach Vollendung der Sternform ein.

Abweichend verhalten sich jedoch in dieser Beziehung z. B. die Pollenmutterzellen von *Fritillaria persica* (cf. STRASBURGER III). Bei diesen weichen die Segmenthälften häufig schon vor der Bildung der Sternform an einem der Enden auseinander, so dass die gebildeten Fadensegmente häufig die Gestalt eines Y zeigen.

Das Auseinanderweichen der Segmente geschieht, wie von GUIGNARD (IV) und HEUSER (I) fast gleichzeitig nachgewiesen wurde, jedenfalls in vielen Fällen einfach in der Weise, dass zuerst die den Spindelfasern zugekehrten Enden sich längs der Spindelfasern nach den Polen zu von einander entfernen, so dass diese Enden in den beiden Tochtersternen stets polwärts gekehrt sind.

Es mag jedoch noch hervorgehoben werden, dass STRASBURGER, der anfangs die Längsspaltung der Fadensegmente bestritten hat, später gerade bei *Fritillaria* einen complicirteren Modus der Umlagerung beobachtet haben will. Hier soll nämlich bei einem Theil der Segmente, bei dem das eine Ende vor dem Beginn der Metakinese nach einem der Pole zu gerichtet ist, bei der Trennung der äquatorialen Enden, diejenige Segmenthälfte, welche später nach dem Pole hinwandert, auf den das ganze Segment zuvor hingerichtet war, zunächst S-förmig gekrümmt, die andere Segmenthälfte aber in die Länge gestreckt werden, wie dies namentlich an dem am linken Rande der Fig. 7, IV, befindlichen Segmente ersichtlich ist. Nach der schliesslichen Trennung der polaren Enden muss dann offenbar in der Sternform der Tochterkerne das eine derselben zum äquatorialen Ende werden. Ich will jedoch bemerken, dass von GUIGNARD (V), der neuerdings zahlreiche Fälle in dieser Richtung untersucht hat, das Vorhandensein dieses Theilungsmodus in Zweifel gezogen wird.

Bevor ich die chromatische Figur verlasse, mögen hier endlich noch einige Bemerkungen über die feinere Struktur des Kernfadens während der Karyokinese Platz finden. Bei der relativ grossen Dicke desselben kann es nicht auffallen, dass dieselbe hier in den meisten Fällen deutlicher hervortritt als am Kerngerüst des ruhenden Kernes. So hat denn auch BARANETZKY (II, 284) bereits im Jahre 1880 an den Pollenmutterzellen von *Tradescantia* selbst am lebenden Material eine feinere Struktur des Kernfadens während der Karyokinese beob-

achtet. Der genannte Autor nahm jedoch einen spiraligen Verlauf der dichteren Substanz im Kernfaden an, während alle neueren Beobachter darüber einig sind, dass im Kernfaden ebenso wie im Kerngerüst tinctionsfähige Kügelchen (Chromatinkugeln) einer nicht tinctionsfähigen Grundmasse eingebettet sind.

Von Interesse ist es, dass, wie PFITZNER (I) zuerst nachgewiesen hat und neuerdings von verschiedenen Autoren bestätigt ist, die Chromatinkugeln im Kernfaden zuerst in einer Reihe angeordnet sind, aber schon vor der geringsten Andeutung einer Längsspaltung der Fadensegmente zwei Reihen bilden. Es deutet dies auch auf das Bestimmteste darauf hin, dass wir es bei der genannten Erscheinung nicht mit einem Kunstprodukte, etwa einer durch die Reagentien hervorgebrachten Gerinnungserscheinung, zu thun haben.

Die feinere Struktur der Fadensegmente soll nach den neuesten Untersuchungen GUIGNARD's (V) in späteren Stadien der Karyokinese nicht mehr nachweisbar sein, und zwar soll das Unsichtbarwerden derselben mit dem Verschwinden der Nucleolen zeitlich zusammenfallen; ebenso soll die feinere Struktur im Kernfaden der Tochterkerne erst nach der Regeneration der Nucleolen sichtbar werden.

Bezüglich der achromatischen Figur mag zunächst bemerkt werden, dass die Zahl der Spindelfasern nach den Untersuchungen von GUIGNARD (V, 324) in den Fällen, wo dieselben in genügender Mächtigkeit ausgebildet sind, um eine Entscheidung in dieser Hinsicht zu ermöglichen, mit der der Fadensegmente der chromatischen Figur übereinstimmen soll. Es ist dies insofern von Interesse, als natürlich nur so ein regelmässiges Gleiten der Segmenthälften längs der Spindelfasern stattfinden kann.

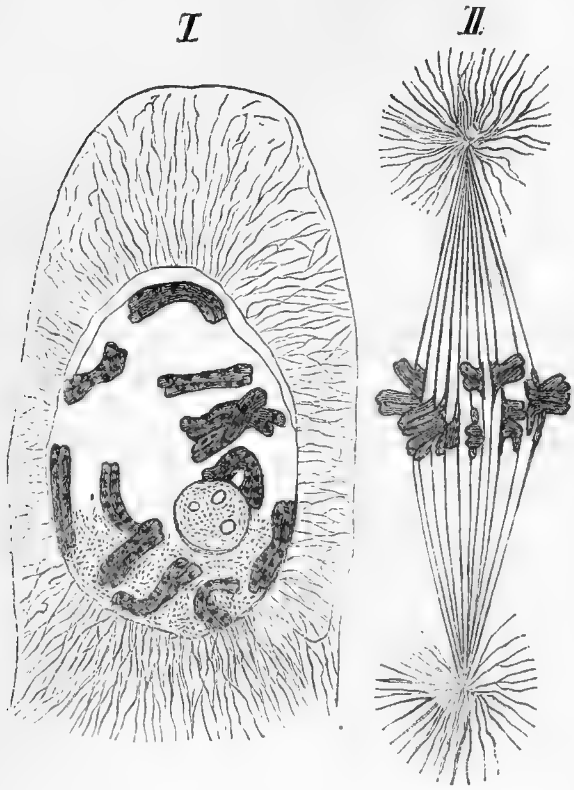
GUIGNARD konnte sich an den zur Beobachtung günstigsten Objecten auch mit voller Sicherheit davon überzeugen, dass die Spindelfasern schon in der Sternform ohne Unterbrechung von Pol zu Pol gehen, während andere Autoren behauptet haben, dass dieselben nur von einem der Pole bis zur Aequatorialebene reichten.

Noch nicht vollkommen sichergestellt ist die Frage nach der Entstehung der achromatischen Figur, namentlich ob dieselbe aus dem Cytoplasma oder der Kernsubstanz hervorgeht. Nach den an pflanzlichen Objecten gemachten Beobachtungen ist es jedoch wahrscheinlich, dass die Spindelfasern aus dem Cytoplasma entstehen. Hierfür sprechen namentlich die Beobachtungen GUIGNARD's und STRASBURGER's, dass an pflanzlichen Kernen die Spindelfasern stets erst nach der Resorption der Kernmembran auftreten sollen und dass sich vor Auflösung der Kernmembran in vielen Fällen selbst mit Hilfe der verschiedensten Tinctionsmittel ausser dem Kernfaden keine weiteren differenzirten Gebilde im Kern nachweisen lassen.

Schliesslich lässt sich zu Gunsten obiger Ansicht auch die Beobachtung anführen, dass die Spindelfasern auch nach der fertigen Ausbildung der Tochterkerne erhalten bleiben, ja häufig noch bedeutend an Mächtigkeit zunehmen. Die Spindelfasern spielen ja bei der Bildung der Cellulosemembran eine gewisse Rolle. Wie wir bei der Besprechung der Membranbildung noch näher sehen werden, können sogar zwischen den fertig ausgebildeten Tochterkernen noch ganz neue den Spindelfasern höchst wahrscheinlich analoge Gebilde im Cytoplasma auftreten, die man jedoch gewöhnlich als Verbindungsfäden bezeichnet.

Zur weiteren Illustration der während der Karyokinese im Cytoplasma auftretenden Differenzirungen mögen die nach GUIGNARD (V) copirten Figuren 8, I und II, dienen. Aus Figur 8, I, ist ersichtlich, dass die Strahlen des Cytoplasmas

auch zunächst auf ein gemeinsames Centrum hin gerichtet sein können. Erst später strahlen sie nach zwei Punkten hin und zwar nach den Polen der achromatischen Kernspindel (cf. Fig. 8, II). Dieser polare Gegensatz im Cytoplasma kann jedoch wie STRASBURGER (III, 285) zuerst im Embryosack von *Galanthus nivalis* beobachtete, schon während des Spirems, also zu einer Zeit, wo der Kernfaden noch keine Polarität zeigt, hervortreten.



(B. 544.) Fig. 8.

Lilium candidum. I. Scheitel des Embryosackes. II Theilungsstadium des primären Embryosackkernes (750). (Nach GUIGNARD).

Eine noch nicht mit voller Sicherheit zu entscheidende Frage bildet endlich das Verbleiben der Nucleolus-Substanz während der Karyokinese. Nur soviel ist sichergestellt, dass die Nucleolen während der indirekten Kerntheilung stets unsichtbar werden.

Nach den Untersuchungen von STRASBURGER (III) soll in den Pollenmutterzellen der Phanerogamen und den entsprechenden Zellen der Pteridophyten während der ersten Zweitheilung ein stark lichtbrechender Körper auftreten, der sich von den Nucleolen namentlich durch abweichendes Verhalten gegen Tinctionsmittel unterscheiden soll und von dem genannten Autor neuerdings als Paranucleolus bezeichnet wird. Schon ZACHARIAS (IV) hat jedoch verschiedene Gründe dafür angeführt, dass der Paranucleolus STRASBURGER's als der im Schwinden begriffene Nucleolus aufzufassen sei. Neuerdings hat auch GUIGNARD (V, 350) dieselbe Ansicht vertheidigt.

Ganz ähnliche Resultate, wie die an höheren Pflanzen angestellten Beobachtungen, haben nun auch die Untersuchungen von höheren Thieren ergeben. Die Abweichungen zwischen thierischer und pflanzlicher Karyokinese sind sogar in manchen Fällen unbedeutender als diejenigen, welche an verschiedenen Pflanzen oder selbst an verschiedenen Organen derselben Pflanzen beobachtet werden. So haben z. B. die karyokinetischen Figuren in der Salamanderlarve (cf. FLEMMING, I) mit denen im Embryosack von *Fritillaria imperialis* jedenfalls eine grössere Aehnlichkeit, als diejenigen, die in den Pollenmutterzellen der genannten Pflanze beobachtet werden. So sind denn auch verschiedene Details der Karyokinese erst, nachdem sie an thierischen Objecten bereits mit voller Sicherheit constatirt waren, auch in pflanzlichen Zellen aufgefunden; ich erinnere in dieser Beziehung nur an die Längsspaltung der Fadensegmente, die, wie bereits bemerkt wurde, von FLEMMING zuerst an thierischen Objecten beobachtet wurde, und erst später von dem genannten und anderen Autoren auch für die pflanzlichen Kerne nachgewiesen wurde.

Es mögen nun im Folgenden noch einmal kurz die wichtigsten Momente der Karyokinese, die in allen Zellen der höheren Thiere und Pflanzen aufzutreten scheinen, zusammengestellt werden.

Was zunächst die chromatische Figur anlangt, so beginnt bei dieser die Karyokinese mit der Bildung des relativ dicken knäuelartig gewundenen Kernfadens aus dem feinen Netzgerüst des ruhenden Kernes. Dieser wird dann

segmentirt und die Fadensegmente wandern alsbald nach dem Aequator zu. Die Segmente werden darauf in der Längsrichtung gespalten und die dadurch entstandenen Segmenthälften rücken von dem Aequator aus nach den beiden Polen zu auseinander, dort bilden sie dann die Sternform der Tochterkerne, in der sie mit den freien Enden nach dem Aequator hin gerichtet sind. Alsbald werden die freien Enden aber eingezogen und verschmelzen mit einander, so dass wieder ein einziger wellenförmig gewundener Faden gebildet wird, aus dem schliesslich wieder das Kerngerüst des ruhenden Tochterkernes hervorgeht.

Von FLEMMING wurde zuerst darauf hingewiesen, dass in den letzten Phasen eine gewisse rückläufige Wiederholung der ersten Phasen stattfindet; zur Veranschaulichung hiervon kann das folgende von dem genannten Autor aufgestellte Schema der Karyokinese dienen.

↓		↑
1. Gerüst des ruhenden Kernes.	7. Gerüst des ruhenden Tochterkernes.	
2. Knäuel (Spirem).	6. Knäuel (Dispirem).	
3. Stern (Aster).	5. Stern (Dyaster).	
→ 4. Metakinese. →		

Ausserdem ist auch das Verschwinden der Nucleolen und der Kernmembran eine bei der typischen Karyokinese ganz allgemein auftretende Erscheinung. Dasselbe gilt endlich auch von dem Auftreten von achromatischen Spindelfasern, wenngleich diese in pflanzlichen Objecten meist mächtiger entwickelt sind als in thierischen.

Endlich mag noch hervorgehoben werden, dass in einigen Ausnahmefällen bei der Karyokinese eine gleichzeitige Theilung in 3 oder 4 Tochterkerne beobachtet ist, so von SOLTWEDEL (I, 361) im Embryosack von *Leucojum vernum* und *Ornithogalum nutans*. Aehnliche Fälle werden auch von STRASBURGER (VI, 23) angeführt. Es kann jedoch keinem Zweifel unterliegen, dass diese Kerntheilungsvorgänge mehr als Abnormitäten anzusehen sind. Da sie im Uebrigen in ganz gleicher Weise zu verlaufen scheinen, als die normale Zweitheilung, haben wir nicht nöthig, dieselben hier eingehender zu berücksichtigen.

B. Indirekte Kerntheilung bei den Thallophyten.

Nach den zur Zeit vorliegenden Untersuchungen kann bereits soviel als sichergestellt gelten, dass der karyokinetische Theilungsvorgang jedenfalls auch unter den Thallophyten eine grosse Verbreitung besitzt. So ist es für *Spirogyra* schon seit längerer Zeit bekannt, dass während der Theilung sich im Kern tiefgreifende Metamorphosen abspielen und namentlich in den letzten Jahren haben verschiedene Autoren an andern Thallophyten karyokinetische Figuren beobachtet. So beschreibt STRASBURGER die indirekte Kerntheilung von *Oedogonium*, *Cladophora*, *Sphacelaria*, *Chara* (VI) und *Trichia fallax* (XI), ferner BERTHOLD (III) die von verschiedenen *Siphoneen*, namentlich *Codium*, J. BEHRENS (I, 97) die von *Fucus*, FISCH (I) die von *Ascomyces*, EIDAM (I) die von *Basidiobolus*. Endlich hat neuerdings auch ROSENVINGE (I) einige Abbildungen publicirt, die auch für die *Hymenomyceten* eine Vermehrung der Kerne durch indirekte Theilung wahrscheinlich machen.

Wenn man bedenkt, wie klein die Kerne bei den meisten Thallophyten sind und welche Schwierigkeiten ausserdem noch einer sicheren Beobachtung der karyokinetischen Figuren entgegenstehen, so wird man nach den obigen Angaben

nicht bezweifeln können, dass karyokinetische Kerntheilung noch bei vielen anderen Thallophyten anzutreffen sein wird. Ob sie hier allerdings in gleicher Weise wie bei den Cormophyten überwiegt und namentlich auch hier in den jugendlichen Zellen als einziger Theilungsmodus anzusehen ist, lässt sich zur Zeit noch nicht entscheiden.

Namentlich die Kleinheit der in Frage kommenden Figuren verhindert aber auch eine sichere Entscheidung der Frage, ob die bei den Thallophyten vorkommende Karyokinese in allen Fällen in derselben Weise verläuft, wie bei den höheren Gewächsen und ob speciell alle die Momente, die im Obigen als typisch für die Karyokinese der höheren Pflanzen und Thiere bezeichnet wurden, auch bei der Kerntheilung der Thallophyten wiederkehren. Nur soviel lässt sich zur Zeit behaupten, dass nach den vorliegenden Untersuchungen die Annahme einer solchen Identität der karyokinetischen Vorgänge sehr wohl möglich erscheint, dass unzweifelhafte Beobachtungen, die mit derselben im Widerspruch stünden, nicht vorliegen, dass vielmehr in den allermeisten Fällen die karyokinetischen Figuren bei den Thallophyten die grösste Aehnlichkeit mit denen der höheren Gewächse erkennen lassen. Auf der anderen Seite lässt sich allerdings auch die Möglichkeit, ja sogar wohl die Wahrscheinlichkeit nicht bestreiten, dass bei den niedersten Thallophyten ein einfacherer Theilungsmodus der Zellkerne beobachtet werden möchte.

Was nun zunächst die Kerntheilung von *Spirogyra* anlangt, die zur Zeit am genauesten untersucht ist und auch wohl unter den Tallophyten zu den günstigsten Beobachtungsobjekten gehört, so ist durch die Untersuchungen von FLEMMING (I, 316) und STRASBURGER (III) festgestellt worden, dass auch hier stets zunächst eine fädige chromatische Figur entsteht, dass die Segmente derselben nach dem Aequator hinwandern, dann nach den Polen zu auseinanderweichen und schliesslich in das Netzgerüst der Tochterkerne übergehen. Ueber die genaue Gestalt und feinere Structur der chromatischen Gebilde, die bei *Spirogyra* ganz besonders zart und zahlreich sind, lässt sich jedoch nichts Sicheres feststellen; ebenso muss natürlich auch die Frage unentschieden bleiben, ob bei *Spirogyra* eine Längsspaltung der Fadensegmente eintritt. Für die achromatische Figur lässt sich jedoch bei *Spirogyra* ein gleiches Verhalten mit dem der höheren Gewächse nachweisen.

Ebenso gelang es nun auch für die meisten der oben genannten Fälle die Ansammlung der chromatischen Substanz am Aequator, das Auseinanderweichen derselben nach den Polen zu und das Vorhandensein der achromatischen Spindelfasern zu constatiren. Die Pilze scheinen nach den Untersuchungen von STRASBURGER und FISCH gerade im Gegensatz zu *Spirogyra* durch die geringe Anzahl und Kürze der Fadensegmente ausgezeichnet zu sein.

Abweichend von den höheren Gewächsen und den übrigen Tallophyten verhält sich nur, nach den Beobachtungen von EIDAM (I, 222) der von diesem Autor entdeckte *Basidiobolus*. In diesem sollen bei der Zygosporenbildung Kerntheilungen erfolgen, bei denen in einem Stadium die chromatische Substanz in 4 Ebenen angesammelt ist. Es scheinen mir jedoch diese Beobachtungen noch der Bestätigung bedürftig.

In den obigen Erörterungen wurde absichtlich nur auf die Morphologie der Kerntheilung eingegangen, es haben nun allerdings auch bereits einige Forscher es versucht über die Funktion und Mechanik der Karyokinese Hypothesen aufzustellen. Es scheint mir jedoch nicht

geboten auf diese Probleme, die zur Zeit einer exacten Lösung noch gänzlich unfähig sind, näher einzugehen. Erwähnen will ich nur die von Roux (I) aufgestellte Hypothese, nach welcher die indirekte Kerntheilung bei der Uebertragung der erblichen Eigenthümlichkeiten von Zelle zu Zelle eine wichtige Rolle spielen soll. Der genannte Autor betrachtet nämlich die Chromatinkugeln des Kernfadens als Träger der verschiedenen erblichen Qualitäten und sieht den Hauptzweck der Karyokinese darin, die Chromatinkugeln zu halbiren und jedem Tochterkerne eine Hälfte derselben zuzuführen.

3. Kernverschmelzung.

Eine Verschmelzung der Zellkerne findet sich als normaler Vorgang wohl nur in den Organen der sexuellen Fortpflanzung. Einen der einfachsten Fälle bildet in dieser Beziehung die Zygosporenbildung der *Spirogyren.* Von Schmitz (VI, 23) wurde nun der Nachweis geliefert, dass während dieses Prozesses die Kerne der beiden conjugirenden Zellen keineswegs verschwinden, wie man früher annahm, sondern sich zu einem Kerne vereinigen, der auch in der reifen Zygospore noch nachweisbar ist. Ebenso ist es nach den Beobachtungen von I. Behrens (I) sehr wahrscheinlich, dass bei *Fucus vesiculosus* der Kern des Spermatozoids mit dem der Eizelle verschmilzt. Für *Pythium* hat ferner Fisch (II) die Vereinigung des aus der Antheridialzelle stammenden Kernes mit dem Kerne der Oosphäre aus der Vergleichung fixirter und tingirter Präparate erschlossen. Nach den Untersuchungen von Strasburger (V, 49) findet nun aber eine Verschmelzung der Kerne auch bei dem Sexualacte aller Panerogamen statt. Es soll nach diesen der aus der grösseren Zelle des Pollenkorns stammende Kern vom Pollenschlauch aus in die Eizelle eindringen und mit dem in dieser Zelle enthaltenen Kerne verschmelzen.

Abgesehen von dem eigentlichen Geschlechtsakt scheint übrigens auch noch Kernverschmelzung in den weiblichen Organen vor der Befruchtung nicht selten vorzukommen. Dieselbe wurde schon von Schmitz (VI, 5) für *Vaucheria* wahrscheinlich gemacht; es sollen nämlich nach den Angaben dieses Autors in der Oosphäre zunächst zahlreiche kleine Kerne, schliesslich aber wahrscheinlich nur ein grosser Kern vorhanden sein. Später hat Strasburger (VI, 61) die Verschmelzung zahlreicher Kerne in der Oosphäre von *Saprolegnia,* Fisch (II, 150) ein Gleiches in der von *Pythium* nachgewiesen.

Ferner entsteht bekanntlich der sogenannte secundäre Embryosackkern, aus dem später durch wiederholte Zweitheilung die Endospermzellen hervorgehen, durch Verschmelzung zweier Kerne, die von den beiden Enden des Embryosackes aus sich auf einander zu bewegen.

Endlich hat Strasburger (VI, 23) auch in den Endospermzellen von *Corydalis cava* Kernverschmelzung beobachtet. Hier sollen nämlich bei der Membranbildung im Endosperm stets mehrere Zellkerne von einer Membran umgrenzt sein, diese sollen sich sogar noch weiter theilen können, schliesslich aber stets zu einem Kerne in jeder Zelle verschmelzen. Diese Beobachtungen Strasburger's wurden später von Soltwedel (I, 374) bestätigt. Der letztgenannte Autor hat im Endosperm von *Leucojum vernum* sogar Bilder beobachtet, die auf eine Verschmelzung der Kerne während der Karyokinese hindeuten.

Ueber die Art und Weise der Kernverschmelzung lässt sich wenig sagen; dieselbe geschieht, soweit die vorliegenden Untersuchungen in dieser Beziehung ein Urtheil erlauben, stets in der denkbar einfachsten Weise und ohne Bildung irgendwelcher Differenzirungen im Kern.

Kapitel 7.

Die Chromatophoren.

Allgemeines.

Unter dem Ausdruck Chromatophoren werden neuerdings 3 verschiedene Gruppen von plasmatischen Gebilden zusammengefasst, die entweder selbst Träger von Farbstoffen sind oder doch aus solchen sich bilden und wieder in Farbstoffträger sich zu verwandeln vermögen.

Es sind dies die grüngefärbten Chlorophyllkörper, die bunt gefärbten Farbstoffkörper, die sich namentlich in zahlreichen Blüthen und Früchten vorfinden, und die farblosen Chromatophoren, die nach ihrer Entdeckung zuerst als Stärkebildner bezeichnet wurden.

Alle diese Gebilde, die auf den ersten Blick sehr verschiedener Natur zu sein scheinen, sind dadurch ausgezeichnet, dass sie wie der Zellkern sich nur in lebenden Zellen finden und stets dem Cytoplasma eingebettet sind. Ihre Zusammenstellung wird aber erst dadurch gerechtfertigt, dass sie auf der einen Seite eine grosse Uebereinstimmung in ihrer feineren Structur und auch namentlich bezüglich der in ihnen gebildeten Stoffe zeigen, und dass sie auf der anderen Seite in genetischem Zusammenhange stehen und in mannigfacher Weise in einander übergehen können.

So scheint es denn auch zweckmässig für die genannten 3 Gruppen der Chromatophoren eine einheitliche Bezeichnungsweise anzuwenden und ich habe mich in dieser Beziehung der von Strasburger und Schimper herrührenden Terminologie angeschlossen. Nach dieser werden die chlorophyllhaltigen Chromatophoren als Chloroplasten, die anders als grün gefärbten als Chromoplasten, die farblosen als Leukoplasten bezeichnet.

Unter der Gruppe der Chloroplasten mögen jedoch der gleichen Function halber auch die Chromatophoren der nicht grünen Algen (Florideen, Phaeophyceen, etc.) mit inbegriffen werden, wenn es auch noch nicht für alle völlig sichergestellt ist, ob dieselben wirklich chlorophyllhaltig sind. Sollte dies nicht der Fall sein, scheint es mir am zweckmässigsten sie mit Schimper als Phaeoplasten und Rhodoplasten zu bezeichnen.

Ausserdem sind übrigens in neuerer Zeit noch sehr verschiedene Ausdrücke zur Bezeichnung der einzelnen Gruppen der Chromatophoren von verschiedenen Autoren angewandt. Um das Verständniss der einschlägigen Literatur zu erleichtern, will ich an dieser Stelle diejenigen Ausdrücke, die nicht ohne Weiteres verständlich sind, kurz anführen. So gebraucht zunächst A. Meyer für Chloroplasten (incl. Phaeoplasten und Rhodoplasten): Autoplasten, für Leukoplasten: Anaplasten; der genannte Autor bezeichnet ferner die Chromatophoren zusammen als Trophoplasten; für letztere brauchte Schimper früher den Ausdruck Plastiden; van Tieghem dagegen bezeichnete neuerdings die Chromatophoren und Aleuronkörner zusammen als Leuciten und unterscheidet Chloroleuciten, Chromoleuciten und Xantholeuciten. (cf. ferner Schmitz, X, 148.)

1. Die Chloroplasten.

Die Chloroplasten sind nach unserer obigen Definition durch den Gehalt des grünen Chlorophyllfarbstoffes charakterisirt. Während man früher annahm, dass vielfach auch ungeformte Plasmamassen von dem Chlorophyll tingirt sein könnten, haben die neueren Untersuchungen von Schmitz (V, VIII), Schimper (I—III), Dehnecke (I) und Meyer (I) ergeben, dass jedenfalls bei allen höheren Pflanzen das Chlorophyll stets nur innerhalb der Chloroplasten, die sich jederzeit scharf

gegen das Cytoplasma abgrenzen, vorkommt, und dass die abweichenden Beobachtungen älterer Autoren namentlich darauf beruhten, dass diese die leichte Zersetzungsfähigkeit der Chloroplasten nicht genügend berücksichtigten.

Eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung nur die *Phycochromaceen*, bei denen die Ausbildung von Chromatophoren in den meisten Fällen wenigstens noch ganz zu unterbleiben und das Pigment den gesammten Plasmakörper gleichmässig zu durchdringen scheint. Es gewinnt diese Thatsache an Interesse, wenn man berücksichtigt, dass in den Zellen der Phycochromaceen ebenfalls Zellkerne, wenn überhaupt, jedenfalls nur ganz ausnahmsweise vorkommen. Es mag jedoch hervorgehoben werden, dass in der neuesten Zeit verschiedene Autoren (cf. LAGERHEIM I und HANSGIRG I) auch bei einigen Phycochromaceen Chloroplasten beobachtet haben, so dass der zuerst von SCHMITZ (VIII, 9) aufgestellte Satz, dass bei der genannten Algen-Klasse die Differenzirung in Zellkern und Chromatophoren gänzlich fehlt, keine allgemeine Giltigkeit mehr hat.

Was nun die Verbreitung der Chloroplasten im Gewächsreich anlangt, so ist bekanntlich nur die grosse Klasse der Pilze durch gänzlichen Mangel an Chloroplasten ausgezeichnet; dieselben fehlen ferner unter den Blüthenpflanzen manchen Schmarotzergewächsen und sind bei andern wie *Cuscuta* in so geringen Mengen vorhanden, dass das Vorkommen in diesen zum Theil erst in jüngster Zeit nachgewiesen wurde (cf. TEMME I).

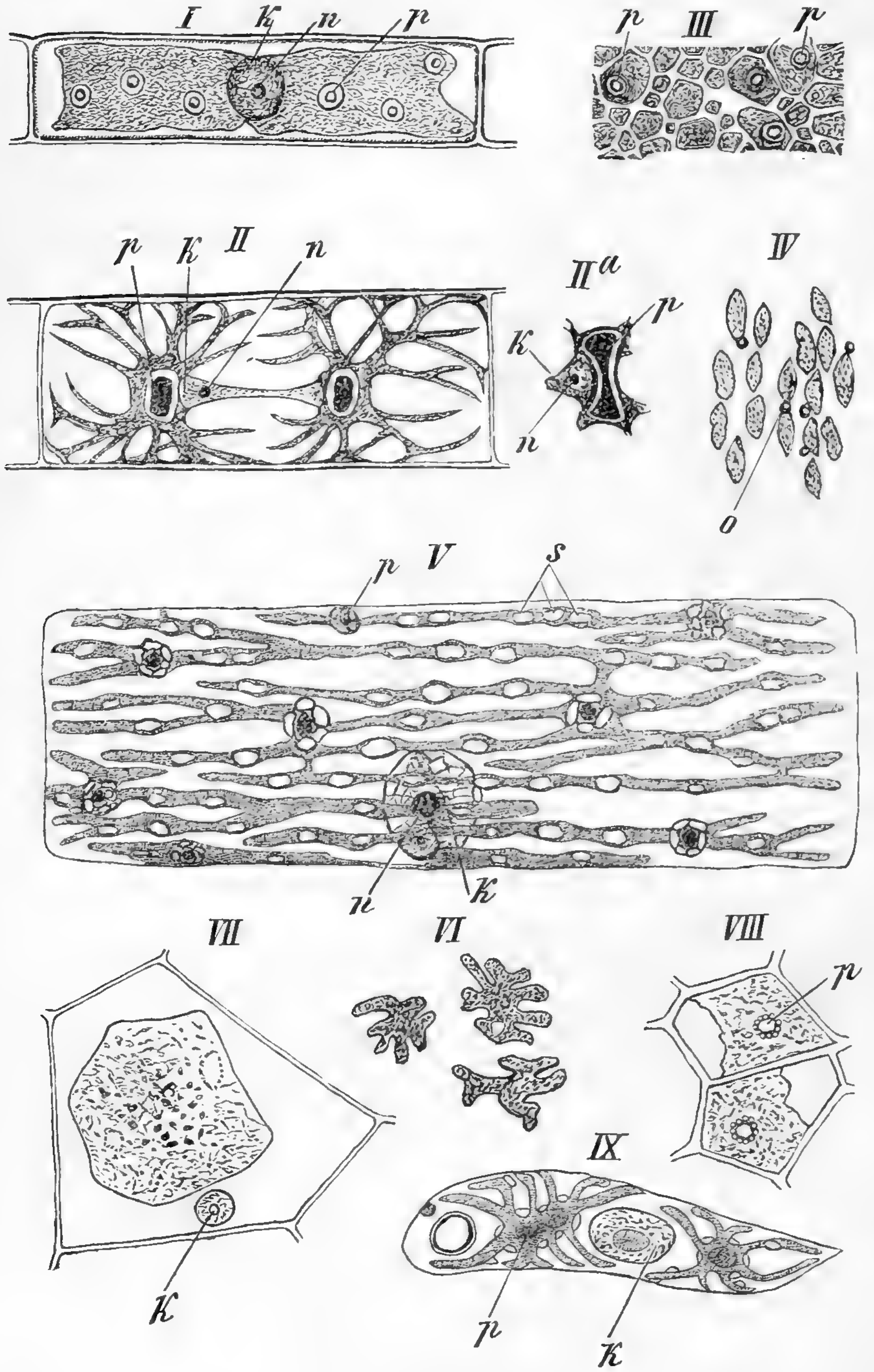
Da ferner die Bildung sowohl wie das Functioniren des Chlorophylls bekanntlich im Allgemeinen an das Vorhandensein von Licht gebunden ist, so ist es erklärlich, dass auch bei den sonst Chloroplasten führenden Pflanzen alle unterirdischen oder sonstwie gegen das Licht abgeschlossenen Organe der genannten Gebilde entbehren. Uebrigens sind auch zahlreiche dem vollen Tageslichte ausgesetzte lebensthätige Zellen frei von Chloroplasten, wie vor Allem die Epidermis der meisten Landpflanzen. Es besteht in dem genannten Falle sogar, wie STÖHR (I) gezeigt hat, eine derartige Beziehung zwischen Beleuchtung und dem Gehalt an Chloroplasten, dass diese um so mehr verschwinden, je intensiver die Beleuchtung ist. Da sich nun ferner bei dem Fehlen von Chloroplasten, wie wir alsbald noch näher sehen werden, stets Leukoplasten in der Epidermis befinden, so ist hier also die Grundlage zur Bildung der Chloroplasten vorhanden und wir sind zur Zeit nicht im Stande die Gründe anzugeben, welche die Umwandlung der Leukoplasten in Chloroplasten verhindern; dass die allzu intensive Beleuchtung allein zur Erklärung dieses Verhaltens nicht ausreicht, wurde bereits von HABERLANDT (cf. SCHENK's Handbuch, Bd. II, pag. 578) in ausreichender Weise gezeigt, so dass ich in dieser Beziehung auf die Erörterungen dieses Autors verweisen kann.

Die Gestalt der Chloroplasten ist bei den *Phanerogamen* und *Pteridophyten* nur geringen Schwankungen unterlegen. Sie bilden hier stets mehr oder weniger flache Scheibchen, mit kreisrundem oder mehr ovalem Querschnitt. Nur wenn dieselben sehr dicht in einer Zelle liegen, können sie durch Abplattung mehr polyedrisch werden. Endlich können auch grössere feste Einschlüsse, wie Stärkekörner geringe Gestaltsveränderungen derselben veranlassen. Ebenso verhalten sich nun auch die *Bryophyten* mit alleiniger Ausnahme einer kleinen Gruppe der Lebermoose, der *Anthoceroten*, die in jeder Zelle nur einen grossen Chloroplasten enthalten, der mit den Chloroplasten verschiedener Algen, wie z. B. *Ulva* (Fig. 9, VIII) eine grosse Aehnlichkeit hat (cf. HOFMEISTER I, 364 und SCHIMPER III, 45).

Demgegenüber herrscht nun bei den Algen eine so grosse Mannigfaltigkeit

bezüglich der Gestaltung der Chloroplasten, dass es die gebotenen Grenzen weit überschreiten würde, wenn ich alle hier vorkommenden Formen aufzählen wollte. Es mag jedoch vor allem darauf hingewiesen werden, dass, wie neuerdings von Schimper (III, 30) hervorgehoben wurde, insofern eine gewisse Beziehung zwischen der systematischen Stellung und dem Bau der Chloroplasten besteht, dass in allen Algengruppen die einfachsten Formen grosse in Einzahl in jeder Zelle vorhandene Chloroplasten besitzen, während bei den höher stehenden Formen die Zahl der in jeder Zelle enthaltenen Chloroplasten zunimmt und ihre Gestalt sich immer mehr der bei den höheren Gewächsen zur Regel gewordenen Scheibenform nähert.

Der Formenreichthum der Chloroplasten wird nun dadurch noch erhöht, dass sogar in ein und derselben Pflanze die Chloroplasten eine sehr verschiedene Gestalt annehmen können; es ist dies jedoch nur dann der Fall, wenn auch die einzelnen Zellen ein und desselben Individuums eine verschiedenartige Ausbildung erfahren, wie dies z. B. in dem vielzelligen Thallus vieler Florideen vorkommt. Innerhalb ein und derselben Art ist hingegen der Formenkreis der Chloroplasten stets derselbe und es kommen individuelle Schwankungen in dieser Beziehung nicht vor, so dass, wie neuerdings



(B. 545.) Fig. 9.

I Zelle von *Mesocarpus* sp. (365). II Zelle von *Zygnema*, IIa Mittelstück des Chromatophors, nach einem Pikrinsäure-Fuchsin-Präparate (365). III Chloroplasten von *Cladophora* sp. (540). IV Chloroplasten von *Vaucheria* sp., o Oeltropfen (530). V *Oedogonium* sp., nach Schmitz (800). VI Chromatophoren von *Podosira Montagnei*, nach Schmitz (800). VII Zelle von der Unterseite des Thallus von *Anthoceros laevis*, nach Schimper (Zeiss, I, 1/18). VIII Zelle von *Ulva bullosa*, nach Schimper. IX *Euglena oxyuris*, nach Schmitz. — p Pyrenoid, K Zellkern, n Nucleolus, s Stärkekörner.

namentlich von SCHMITZ (X, 21) hervorgehoben und auch bereits an einigen Beispielen erläutert wurde, die Gestalt der Chloroplasten als geeignetes Mittel zur systematischen Begrenzung der Gattungen und Arten in Anwendung gebracht werden kann.

Um nun die bei den Algen vorhandene Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Chloroplasten wenigstens einigermaassen illustriren zu können, habe ich in der beistehenden Fig. 9 einige der interessanteren Beispiele zusammengestellt. Von diesen gleichen die in Fig. III und IV abgebildeten Chloroplasten denen der höheren Gewächse noch am meisten; es gilt dies besonders von den in Fig. IV dargestellten Chloroplasten von *Vaucheria*, während die Chloroplasten von *Cladophora* (Fig. III) bereits weit bedeutendere Grössenunterschiede zeigen, als bei den Cormophyten in ein und derselben Zelle beobachtet werden.

Ebenfalls noch relativ klein und scheibenförmig sind sodann die in Fig. VI nach Zeichnungen von SCHMITZ copirten Chloroplasten von *Podosira Montagnei;* diese sind jedoch bereits durch ihren ganz unregelmässigen sternförmig gelappten Umriss ganz wesentlich von den Chlorophyllkörpern der höheren Gewächse unterschieden.

Grosse in Einzahl in jeder Zelle enthaltene Chloroplasten finden sich sodann in den in Fig. I und Fig. VIII dargestellten Zellen von *Mesocarpus* und *Ulva.* Der Chloroplast der erstgenannten Alge bildet bekanntlich eine ebene Platte, die den Innenraum der Zelle durchsetzt und in zwei gleiche Hälften theilt, während der Chloroplast von *Ulva* (Fig. VIII), ähnlich wie der von *Anthoceros,* sich in dem der Zellmembran anliegenden Theile des Plasmakörpers befindet.

Die gleiche Stellung nehmen auch die in Fig. V abgebildeten Chloroplasten von *Oedogonium* ein, die aber nicht mehr eine ununterbrochene Platte bilden, sondern in zahlreiche, längsverlaufende Bänder gespalten sind, die zum Theil durch kurze Querbänder mit einander verbunden sind.

Zwei sternförmige Chloroplasten besitzt sodann die in Fig. IX abgebildete Zelle von *Euglena oxyuris;* dieselben werden aber an Zierlichkeit bei Weitem überragt durch die Chloroplasten dicker *Zygnema*-Arten, von denen in Fig. II eine Zelle abgebildet ist; in dieser sind ebenfalls zwei Chloroplasten vorhanden, die durch den etwas gestreckten Zellkern (K) mit einander in Verbindung stehen. Von dem dem Zellkern anliegenden Mittelstück eines jeden Chloroplasten gehen nun eine grosse Anzahl zum Theil verzweigter zarter Bänder aus, die das Lumen der Zelle durchsetzen und sich auch noch im plasmatischen Wandbeleg der Zelle ausdehnen.

Bezüglich der weiteren Details muss auf die Specialliteratur, speciell auf die Monographie von SCHMITZ (VII) und auf die SCHIMPER'sche Arbeit (III, 15 und 33) verwiesen werden. (cf. ferner PFITZER (II), OTTO MÜLLER (I), DE BARY (II), SCHMITZ (X), KLEBS (II).)

Die wichtigste Funktion der Chloroplasten bildet bekanntlich die Zerspaltung der Kohlensäure, ein Reduktionsprocess, für den das Licht die nöthige lebendige Kraft liefert. Dass in der That die Chloroplasten bei diesem Processe nicht nur indirekt betheiligt sind, geht namentlich aus den Versuchen von ENGELMANN (I, 447) hervor, der mit Hilfe der von ihm entdeckten Bacterienmethode den Nachweis liefern konnte, dass die Sauerstoffausscheidung chlorophyllhaltiger Pflanzentheile nur dann eintritt, wenn wirklich die Chloroplasten beleuchtet werden, nicht aber wenn nur das in derselben Zelle enthaltene Cytoplasma vom Licht getroffen wird.

Neuerdings hat jedoch namentlich Dehnecke (I) das Vorkommen und die grosse Verbreitung von »nicht assimilirenden« Chloroplasten nachzuweisen gesucht, nachdem schon 1872 Hanstein ein Gleiches für die Chlorophyllkörper von *Chara fragilis* behauptet hatte. Der erstgenannte Autor rechnet hierher fast sämmtliche ausserhalb des eigentlichen Assimilationsgewebes vorkommenden Chloroplasten, so die aus dem Mark, den Holzzellen, der Stärkescheide, der inneren Rinde, den jungen Stengeltheilen, vielen Blüthentheilen etc. Dieselben zeichnen sich sämmtlich durch helle Färbung und durch die bedeutendere Grösse und geringere Anzahl der in ihnen enthaltenen Stärkekörner gegenüber den normalen Chloroplasten aus. Es sollen diese Stärkekörner nun nach Dehnecke in allen Fällen aus von aussen zugeführten Kohlehydraten stammen und es soll eben die Umwandlung löslicher Kohlehydrate in transitorische oder Reservestärke die Funktion dieser Körper sein. Es kann nun allerdings nicht bezweifelt werden, dass in der That die Chloroplasten auch im Stande sind, die genannte Umbildung zu vermitteln, es geht dies namentlich aus Versuchen von Joseph Boehm (I) hervor, der selbst auf Kosten von künstlich von aussen zugeführtem Zucker in abgeschnittenen entstärkten Stengelstücken und Blättern Stärkebildung eintreten sah, die, wie die mikroskopische Untersuchung zeigte, stets innerhalb der Chloroplasten erfolgt war. Auf der andern Seite ist aber ein exacter Beweis dafür, dass die sogenannten »nicht assimilirenden« Chloroplasten wirklich der Assimilation unfähig wären, nicht erbracht worden, und es scheint somit geboten, allen Chloroplasten sowohl die Fähigkeit der Kohlensäurezersetzung als auch die Fähigkeit der Stärkebildung aus bereits assimilirten Stoffen zuzuschreiben; während der erstere Proçess in den echten Assimilationsgeweben mehr in den Vordergrund tritt, wird derselbe mit der Abnahme der Beleuchtung und der Menge der zu Gebote stehenden Kohlensäure mehr zurücktreten.

Da wir nun schliesslich die in den Chloroplasten enthaltene Stärke auch während der normalen Entwicklung aus denselben wieder verschwinden sehen, ohne dass sie aus diesen herausträte, so müssen die Chloroplasten ferner auch die Verwandlung der Stärke in lösliche Verbindungen bewirken können, eine Umwandlung, die nach den Untersuchungen von Baranetzky (I) höchst wahrscheinlich auch in den Blättern durch Diastase oder ein der Diastase ähnliches Ferment bewirkt wird.

Bevor wir nun die Chloroplasten verlassen, müssen wir noch eines Organs Erwähnung thun, das in zahlreichen Fällen innerhalb derselben auftritt und mit der Stärkebildung in irgend welcher Beziehung zu stehen scheint. So war es schon vor längerer Zeit verschiedenen Autoren aufgefallen, dass bei zahlreichen Algen, wie z. B. *Spirogyra* und *Mesocarpus* die Vertheilung der Stärkekörner innerhalb der Chloroplasten eine sehr ungleiche ist, dass dieselben meist um bestimmte Punkte in grosser Menge angehäuft sind, während sie in der übrigen Masse des Chromatophors entweder ganz fehlen oder doch in bedeutend geringerer Menge vorhanden sind. Man bezeichnete diese Bildungscentren der Stärke als Stärkeheerde oder Amylumkerne, während man neuerdings vorwiegend die von Schmitz vorgeschlagene Bezeichnung Pyrenoide[1]) für dieselben anwendet. Die Pyrenoide bestehen nämlich keineswegs lediglich aus einem massiven Klumpen von Stärkekörnern, vielmehr nehmen diese nur einen hohl-

[1]) Es stammt diese Bezeichnung von πυρήν, Kern, »weil sie gleichsam die Kerne der Chromatophoren darzustellen scheinen«.

kugelförmigen Raum in denselben ein, der einen Kern von abweichender Beschaffenheit umgiebt; in lebhaft wachsenden oder wenig assimilirenden Individuen können sogar die Pyrenoide ganz frei von einer solchen Stärkehülle sein. Man bezeichnet dieselben im letzteren Falle wohl als »nackte« Pyrenoide im Gegensatz zu den »beschalten«.

Was nun zunächst die Verbreitung der Pyrenoide anlangt, so fehlen sie den Cormophyten gänzlich mit alleiniger Ausnahme der *Anthoceroten* (cf. SCHMITZ VIII, 41), die ja, wie wir sahen, auch dadurch ausgezeichnet sind, dass sie nur einen grossen Chloroplasten in jeder Zelle enthalten. Unter den Algen fehlen sie einigen Familien gänzlich, wie z. B. den *Characeen* und *Phaeophyceen*. Auch unter den *Florideen* sind nur die *Bangiaceen* und *Nemalieen* durch den Besitz von Pyrenoiden ausgezeichnet. In anderen Familien besitzen sie wieder eine ganz allgemeine Verbreitung, so bei den *Zygnemaceen*, den *Desmidiaceen*. Von Interesse ist, dass dieselben keineswegs nur in grossen Chloroplasten beobachtet werden, vielmehr auch z. B. in den relativ kleinen Chloroplasten von *Cladophora* (cf. Fig. 9, III, pag. 542) angetroffen werden. Weitere Angaben über die Verbreitung der Pyrenoide hat SCHMITZ (VIII, 37 u. X, 114) zusammengestellt.

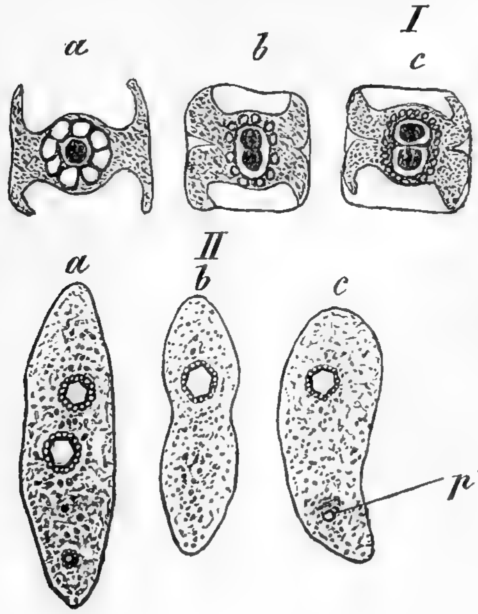
Ueber die stoffliche Zusammensetzung der nackten Pyrenoide und des von der Stärkehülle umgebenen Kernes der beschalten liegen neuere Untersuchungen von ZACHARIAS (IV, 274) vor. Nach diesen bestehen dieselben jedenfalls in ihrer Hauptmasse aus echten Eiweissstoffen und sind ganz frei von Nucleinen, die SCHMITZ, gestützt auf das Verhalten der Pyrenoide gegen verschiedene Tinctionsmittel, als Hauptbestandtheil derselben angenommen hatte.

Die Pyrenoide würden somit der Zusammensetzung nach den Nucleolen am nächsten stehen und es ist ferner auch wahrscheinlich, dass sie in den meisten Fällen eine ähnliche Consistenz wie diese besitzen; wenigstens macht der abgerundete Umriss, den sie in den meisten Fällen besitzen, eine zähflüssige Beschaffenheit derselben wahrscheinlich. Hierfür sprechen namentlich auch Bilder, wie das in Fig. 9, IIa, abgebildete Pyrenoid von *Zygnema*, das höchstwahrscheinlich ein Theilungsstadium darstellt.

In anderen Fällen scheint jedoch die plasmatische Substanz des Pyrenoids auch Krystallform anzunehmen, wie dies schon von A. MEYER (II) auf Grund unzureichender und zum Theil unrichtiger Beobachtungen angenommen war, neuerdings aber von SCHIMPER (III, 78) für einige Fälle sicher constatirt wurde. Der genannte Autor beobachtete namentlich an den in der Fig. 10, II, nach seinen Zeichnungen copirten Chloroplasten von *Bryopsis plumosa*, dass die Pyrenoide stets die Gestalt von regelmässigen sechseckigen Tafeln besitzen. SCHIMPER führt dann auch noch einige weitere Algen an, bei denen er an den nackten Pyrenoiden eine gradlinige Begrenzung wahrgenommen hat; ob jedoch in zahlreichen Fällen die Pyrenoide durch Krystalloide gebildet werden, lässt sich zur Zeit noch nicht mit genügender Sicherheit entscheiden; die Fig. 9, IIa, zeigt aber jedenfalls zur Genüge, dass dies nicht bei allen Pyrenoiden der Fall sein kann.

Ueber die Vermehrungsweise der Pyrenoide liegen directe Beobachtungen, in denen am lebenden Material die Neubildung oder Theilung derselben nachgewiesen wäre, nicht vor. Aus der Combination der namentlich an fixirtem Material gewonnenen Beobachtungen lässt sich aber schon jetzt mit grosser Wahrscheinlichkeit der Schluss ziehen, dass sowohl Theilung der Pyrenoide als auch Neubildung derselben innerhalb der Chromatophorensubstanz stattfinden kann.

Erstere Art der Vermehrung hat namentlich SCHMITZ (VIII, 60) für zahlreiche Fälle beschrieben. Aus den Figuren 10, I, a—e, die nach SCHMITZ copirt sind und die Theilung der Chromatophoren von *Hyalotheca mucosa* darstellen, ist der Theilungsmodus der Pyrenoide ohne Weiteres ersichtlich.



(B. 546.) Fig. 10.

I a—e Chromatophor von *Hyalotheca mucosa*, die Theilung des Pyrenoids zeigend (800). Nach SCHMITZ. II a—c Chloroplasten von *Bryopsis plumosa*, die Neubildung der Pyrenoide zeigend. (I, 1/16.) (Nach SCHIMPER.)

Eine Neubildung der Pyrenoide, die auch bereits von SCHMITZ für einige Fälle angenommen wurde, ist neuerdings von SCHIMPER (III, 78) namentlich für *Bryopsis plumosa* sehr wahrscheinlich gemacht. SCHIMPER beobachtete nämlich in den jugendlichen, noch in Theilung begriffenen Chloroplasten der genannten Alge (cf. Fig. 10, I b und c) ausser den grossen sechseckigen Pyrenoiden in anderen Parthien des Chromatophors eine Anhäufung von Stärkekörnern und ausserdem zum Theil sehr kleine, offenbar in Bildung begriffene Pyrenoide (cf. Fig. II, c, p^1).

Ueber die Funktion der Pyrenoide lässt sich zur Zeit noch keine irgendwie begründete Ansicht aussprechen. Denn wenn es auch immerhin wahrscheinlich erscheinen mag, dass dieselben mit der Stärkebildung in irgend einer Beziehung stehen, so fehlen doch alle experimentellen Anhaltspunkte, die über die Art und Weise dieser Beziehung Aufschluss geben könnten. Immerhin dürfte die die Pyrenoide in den meisten Fällen umgebende Stärkehülle vom rein morphologischen Standpunkte gegen eine Zusammenstellung derselben mit den in den Chromatophoren der höheren Gewächse auftretenden Proteinkrystalloiden, auf die wir alsbald zurückkommen werden, sprechen.

Bezüglich der Stärkehülle der Pyrenoide mag an dieser Stelle noch hervorgehoben werden, dass dieselben meist aus isolirten Körnchen besteht, dass diese Körnchen später aber in der Weise mit einander verwachsen können, dass sie eine vollständige Hohlkugel um das Pyrenoid bilden, deren Zusammensetzung aus verschiedenen Körnern selbst mit den besten optischen Hilfsmitteln nicht mehr nachgewiesen werden kann.

2. Die Leukoplasten.

Zu den Leukoplasten haben wir alle farblosen Chromatophoren zu rechnen, die, da sie vielfach mit der Bildung der Stärke in unleugbarer Beziehung stehen, auch wohl als Stärkebildner bezeichnet werden. Ihre Entdeckung geschah durch CRÜGER (I, 46), der dieselben schon 1854 in einigen Pflanzen beobachtet und auch bereits ganz richtig abgebildet hat. Erst A. W. SCHIMPER (IV) war es vorbehalten, im Jahre 1880 die allgemeine Verbreitung der Leukoplasten nachzu-

weisen. Seine Angaben sind denn auch später theils durch weitere Untersuchungen desselben Autors, theils durch verschiedene andere Autoren bestätigt und ergänzt worden.

Die Leukoplasten konnten wohl hauptsächlich deswegen so lange übersehen werden, weil sie von grosser Unbeständigkeit sind und schon bei der geringsten Verletzung der Zellen zersetzt werden. Nach SCHIMPER geschieht nun die Untersuchung auf Leukoplasten am besten an lebendem Materiale, doch müssen die betreffenden Schnitte dick genug sein, um in der Mitte noch vollkommen unverletzte Zellen zu enthalten und muss ferner die Präparation und Beobachtung möglichst beschleunigt werden. Zur Fixirung empfiehlt der genannte Autor namentlich Jodwasser oder auch Alkohol und Pikrinsäure. Letztere beiden Reagentien erfordern eine nachherige Tinction, zu der Gentianaviolett mit Vortheil verwendet werden soll.

Hierzu möchte ich jedoch aus eigener Erfahrung bemerken, dass man sehr gute Tinctionen der Leukoplasten, wie überhaupt der Chromatophoren, durch Säure-Fuchsin erhält, wenn man die gut fixirten Objecte, nachdem sie einige Minuten in der concentrirten Farbstofflösung gelegen haben, eine Minute lang in einer concentrirten Lösung von Pikrinsäure in 50% Alkohol umschwenkt und dann mit 50—70% Alkohol auswäscht. Solche Präparate lassen sich auch sehr gut im Canadabalsam conserviren.[1]

Was nun die Gestalt der Leukoplasten anlangt, so zeigen dieselben ebensowenig wie die Chloroplasten der höheren Gewächse eine grosse Mannigfaltigkeit, sie sind meist kugelförmig; ausserdem findet sich in ihnen nicht selten eine spindelförmige Gestalt, die nach SCHIMPER (III, 69) höchstwahrscheinlich stets durch eingeschlossene Proteinkrystalloide bewirkt wird; ganz abweichend verhalten sich endlich die Leukoplasten in den Trichomen von *Peysonnellia squamaria,* die nach SCHIMPER (III, 62) fein fadenförmig sind.

Die Grösse der Leukoplasten schwankt zwar zwischen ziemlich weiten Grenzen; im Allgemeinen sind jedoch die Monokotylen und speciell die Orchideen durch bedeutendere Grösse der Leukoplasten ausgezeichnet, während die der Dicotylen meist sehr klein sind.

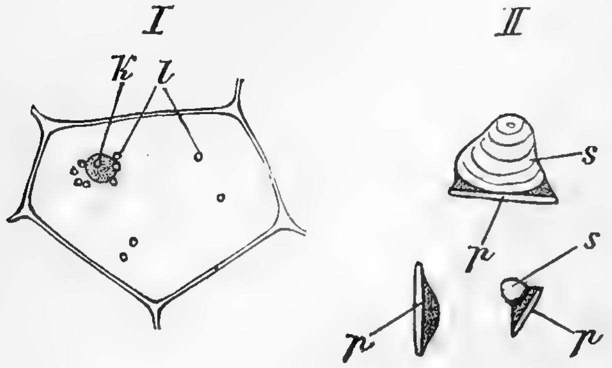
Bezüglich der Verbreitung der Leukoplasten muss zunächst hervorgehoben werden, dass dieselben bei den Algen nur ausnahmsweise vorzukommen scheinen (so bei *Chara* und verschiedenen *Florideen),* bei den Cormophyten dagegen in allen Familien anzutreffen sind. Der Funktion nach lassen sich bei diesen 3 verschiedene Arten des Vorkommens unterscheiden.

Zunächst finden sich Leukoplasten in denjenigen chlorophyllfreien Gewebesystemen, wo die löslichen Assimilationsprodukte in Reservestärke übergeführt werden; so sind dieselben namentlich in vielen stärkeführenden Knollen wie z. B. denen von *Phajus grandifolius* (cf. Fig. 11, II) leicht zu beobachten. Die kleinen Stärkekörner werden in diesen Fällen von den Leukoplasten meist ganz eingehüllt, während dieselben den grösseren excentrischen Körnern nur an einer

[1]) Diese Methode wurde zuerst von ALTMANN (I) bei thierischen Objecten angewandt und hat dieser Autor mit Hülfe derselben in den thierischen Zellen ganz eigenartige Körnchen nachgewiesen, die er für Analoga der pflanzlichen Chromatophoren hält und als »Granula« bezeichnet. Die ALTMANN'sche Methode weicht nur darin von der im Obigen geschilderten ab, dass er absoluten Alkohol zum Auswaschen der Pikrinsäure verwendete, der aber die Cellulosemembran nicht entfärbt, während dies bei dem obengenannten Gemisch von Alkohol und Wasser der Fall ist.

Seite aufsitzen und zwar stets an derjenigen Seite die vom Schichtencentrum abgekehrt ist. Welche physiologische Rolle übrigens der Stärkebildner bei der Stärkebildung spielt, ist noch nicht festgestellt (cf. darüber Nägeli, III, 422).

Zweitens sind die Leukoplasten sehr häufig anzutreffen in denjenigen Zellen, die noch im Jugendstadium oder erst im Beginn der Differenzirung stehen, so z. B. in den Zellen der Vegetationspunkte, der Meristeme, in der Eizelle, dem in der Entwicklung begriffenen Embryo etc. Hier dürften die Leukoplasten, wie wir noch später bei der Besprechung der Entwicklung der Chromatophoren näher sehen werden, besonders dadurch der Pflanze von Nutzen sein, dass sie die Grundlage bilden, aus der sich später die Chloro- und Chromoplasten entwickeln, und somit zur Erhaltung und Fortpflanzung der Chromatophoren dienen. Ausserdem stehen sie aber auch hier wohl stets mit der Bildung der transitorischen Stärke in Beziehung.



(B. 547.) Fig. 11.

I Epidermiszelle des Blattes von *Tradescantia discolor*, k Zellkern, l Leukoplasten (250). II Leukoplasten von *Phajus grandifolius*. p Proteinkrystalloid, s Stärkekorn (530).

Endlich sind die Leukoplasten aber auch sehr verbreitet in der Epidermis der Phanerogamen. Sie bilden in dieser meist durch stärkere Lichtbrechung scharf hervortretende Kugeln, die namentlich in der unmittelbaren Umgebung des Zellkerns angehäuft sind, sich aber auch in den übrigen Theilen des Plasmakörpers finden (cf. Fig. 11, I, die eine Epidermiszelle des Blattes von *Tradescantia discolor* darstellt). Da nun in den Leukoplasten der Epidermiszellen in vielen Fällen nachweislich zu keiner Zeit Stärkebildung stattfindet und auch keine Umwandlung derselben in farbige Chromatophoren erfolgt, müssen wir annehmen, dass den Leukoplasten hier noch eine zur Zeit gänzlich unbekannte Funktion zukommt, wenn wir sie nicht für funktionslos gewordene Organe erklären wollen, wogegen vor Allem ihre allgemeine Verbreitung spricht.

3. Chromoplasten.

Als Chromoplasten bezeichnet man, wie bereits hervorgehoben wurde, die gelben, rothen und braunen Farbstoffkörper, die namentlich vielen buntgefärbten Theilen der Blüthen und Früchte ihre Farbe verleihen. Uebrigens ist das Vorkommen der Chromoplasten keineswegs auf die Theile der Blüthe und Frucht beschränkt, sie finden sich vielmehr, wenn auch nur selten, auch an rein vegetativen Organen, wie z. B. in der Möhre und in den fleischrothen fertilen Stengeln von *Equisetum arvense*.

Unter den niedrigen Gewächsen besitzen die Chromoplasten nur eine sehr beschränkte Verbreitung. Unter den *Algen* sind nur die Antheridien der *Characeen* durch den Besitz derselben ausgezeichnet. Bei den *Moosen* finden sie sich ebenfalls nur in den Antheridienwandungen; den *Pteridophyten* scheinen sie sogar mit Ausnahme des bereits angeführten Falles (der fertilen Stengel von *Equisetum arvense*) ganz zu fehlen. Unter den *Gymnospermen* besitzt z. B. *Taxus baccata* im Arillus rothe Chromoplasten und es ist bei diesen auch ausserdem noch

in einigen Fällen das Vorkommen derselben constatirt worden, doch erst bei den *Angiospermen* ist die Verbreitung der Chromoplasten eine allgemeinere.

Es wird jedoch auch bei diesen keineswegs in allen buntgefärbten Pflanzentheilen die bunte Farbe durch Chromoplasten hervorgebracht. Vielmehr spielen in dieser Beziehung auch die im Zellsaft gelösten Farbstoffe eine ganz hervorragende Rolle, und zwar werden durch diese namentlich die rothen, blauen und violetten Farbentöne bewirkt, während die gelben und orangegelben Pflanzentheile im Allgemeinen den Chromoplasten ihre Färbung verdanken. Doch kommen in beiden Beziehungen Ausnahmen vor; so finden sich z. B. in der Möhre, in den Blüthen von Aloë spec. und in den Früchten von Bryonia dioica rothe Chromoplasten. Blaue Chromoplasten kommen dagegen nicht vor, denn die als solche beschriebenen blauen Kugeln, wie z. B. die im Perigon von *Strelitzia reginae,* sind nach SCHIMPER (III, 100) nichts Anderes als blaue Vacuolen. In 2 Fällen sind jedoch braune Chromoplasten von SCHIMPER beobachtet worden, nämlich bei *Amsinckia intermedia* und *Neottia nidus avis.*

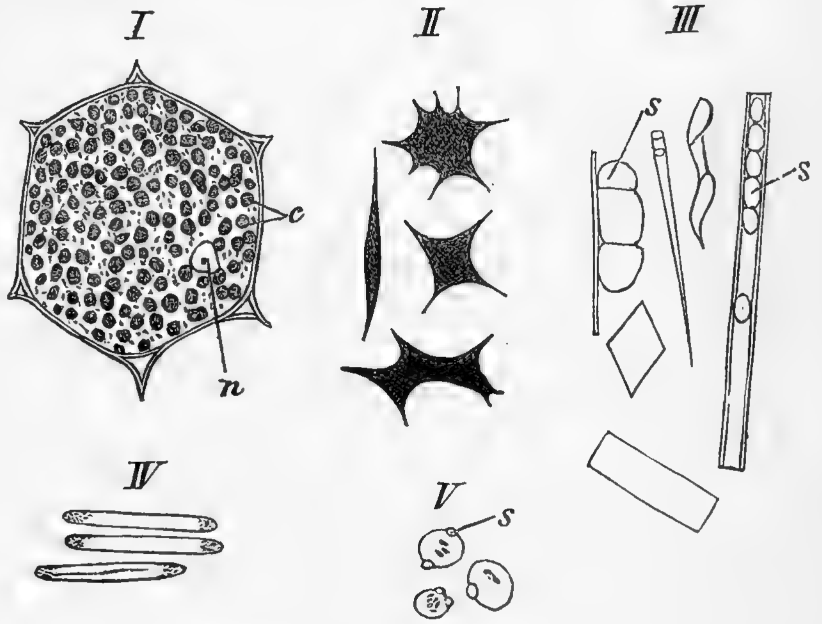


Fig. 12. (Nach SCHIMPER.) (B. 548.)

I Zelle aus der Frucht von *Bryonia dioica,* n Zellkern, c Chromoplasten. II Chromoplasten aus der Frucht von *Sorbus aucuparia.* III Id. aus der Wurzel von *Daucus carota,* s Stärkekörner. IV Id. aus der Epidermis eines Perigonblattes der Blüthenknospe von *Maxillaria triangularis.* V Id. aus dem Fruchtfleisch von *Solanum dulcamara.*

Auf der anderen Seite kommt allerdings verhältnissmässig selten auch gelbgefärbter Zellsaft vor, so z. B. bei gelben Rosen und *Crocus sativus.*[1])

Die grosse Mannigfaltigkeit der Blüthenfarben wird nun namentlich dadurch hervorgebracht, dass in demselben Organe verschiedene Farbstoffe vorkommen. Es können sogar in ein und derselben Zelle gleichzeitig, sowohl Chromoplasten und abweichend gefärbter Zellsaft, als auch verschieden gefärbte Chromoplasten vorkommen. Letzteres ist z. B. der Fall bei der Möhre und den Früchten von *Lonicera xylosteum;* es werden in beiden orangegelbe und carminrothe Chromoplasten in ein und derselben Zelle angetroffen.

Grosse Verschiedenheit herrscht nun auch in der Gestalt der Chromoplasten; es kommen zwar auch nicht selten rundliche scheibenförmige Chromoplasten vor, die also ihrer Gestalt nach mit den Chloroplasten der höheren Gewächse übereinstimmen (cf. Fig. 12, I und V), doch sind dieselben keineswegs als die allein typische Formen zu betrachten. Vielmehr besitzen die Chromoplasten auch in vielen Fällen langgestreckte stäbchenförmige Gestalten, wie dies z. B. in den Fig. 12, IV, abgebildeten Chromoplasten von *Maxillaria trian-*

---

1) Weitere Fälle dieser Art sind von SCHIMPER (III, 101) zusammengestellt.

gularis der Fall ist. Sehr verbreitet sind ferner auch zackige Formen der verschiedensten Art. Dieselben sind meist nur zwei- oder dreispitzig; in anderen Fällen können sie aber auch eine reiche Gliederung in zahlreiche Zacken zeigen, wie z. B. die in Fig. 12, II, dargestellten Chromoplasten aus der Frucht von *Sorbus aucuparia* (cf. ferner Fig. 15, V). Endlich können die Chromoplasten aber auch die Gestalt von regelmässigen rhombischen und rechteckigen Tafeln annehmen; derartige Chromoplasten finden sich z. B. in den Zellen der Möhre (Fig. 12, III).

In welcher Weise diese verschiedenartigen Gestalten durch die mannigfachen Einschlüsse der Chromoplasten veranlasst werden, wird im folgenden Abschnitt erörtert werden.

Zu den Chloro- und Leukoplasten stehen nun endlich die Chromoplasten auch insofern in einem gewissen Gegensatz, als sie, wie es scheint, nur ausnahmsweise im Stoffwechsel der Pflanze von Bedeutung sind. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass die in vegetativen Organen auftretenden Chromoplasten, die oft grosse Stärkemengen enthalten, in gleicher Weise funktioniren, wie die Leukoplasten, und zu der Umbildung der löslichen Assimilationsprodukte in Stärke in irgend einer Beziehung stehen. Demgegenüber sind die Chromoplasmen der Blüthen und Früchte häufig von biologischer Bedeutung für die betreffenden Pflanzen, indem sie durch die bunte Farbe die Aufmerksamkeit der Thiere erregen, die dann einerseits die Uebertragung des Pollens auf die Narbe und andererseits die Verbreitung der Samen vermitteln. Uebrigens finden sich Chromoplasten auch häufig in solchen Organen, wo an eine Anlockung der Thierwelt nicht zu denken ist, wie z. B. in den Antheridien der *Characeen,* deren Spermatozoen bekanntlich durch chemische Anziehung nach der Eizelle hingetrieben werden. In diesen Fällen ist die Funktion der Chromoplasten vollkommen unaufgeklärt.

Kapitel 8.

Feinere Struktur, chemische Beschaffenheit und Einschlüsse der Chromatophoren.

Während man von den Leukoplasten zur Zeit wohl allgemein annimmt, dass sie aus einer homogenen Masse bestehen, ist für die Chloro- und Chromoplasten das Vorhandensein einer feineren Struktur sichergestellt. Allerdings ist über die Beschaffenheit dieser Struktur noch kein abschliessendes Urtheil möglich.

Es mag nun zunächst hervorgehoben werden, dass alle drei Gruppen der Chromatophoren eine plasmatische Grundmasse besitzen, die man neuerdings auf Vorschlag von Pringsheim meist als Stroma bezeichnet. Während nun bei den Leukoplasten das Stroma ohne weitere Präparation unmittelbar in Erscheinung tritt, kann es bei den Chloro- und Chromoplasten durch Extraction der tingirenden Farbstoffe mit Alkohol oder Aether sichtbar gemacht werden. Man beobachtet, dass nach dieser Extraction ein farbloser Körper zurückbleibt, der noch vollkommen die Gestalt des unversehrten Chromatophors besitzt.

Ein solches plasmatisches Stroma fehlt natürlich den aus dem Zellsaft ausgeschiedenen festen Farbstoffkörpern, die nicht in das System der Chromatophoren gehören, und man kann somit das Vorhandensein oder Fehlen eines Stromas neben der Entwicklungsgeschichte als entscheidendes Kriterium dafür benutzen, ob ein im Inneren einer Zelle auftretender buntgefärbter Körper zu den Chromoplasten gehört oder nicht.

Die Vertheilung der Farbstoffe innerhalb des plasmatischen Stromas ist nun

namentlich durch die Untersuchungen von SCHIMPER für die Chromoplasten am besten bekannt, und wir wollen desshalb auch mit der Besprechung dieser beginnen.

1. Die feinere Struktur der Chromoplasten.

Bei den Chromoplasten haben wir zwei verschiedene Arten des Auftretens des Farbstoffes zu unterscheiden: derselbe erscheint nämlich entweder in Form von Krystallen oder in Form von rundlichen Körperchen, die von A. MEYER neuerdings den Namen Grana erhalten haben.

1. Die Farbstoffkrystalle erlangen nur selten eine solche Grösse, dass die Bestimmung ihrer krystallographischen Eigenschaften möglich wäre. Die grössten zur Zeit bekannten Krystalle, die in der Möhre und in der Tomate enthalten sind, zeigen jedoch häufig die Gestalt von rhombischen oder rechteckigen mehr oder weniger langgestreckten Tafeln (cf. Fig. 12, III) und gehören nach SCHIMPER (III, 95) dem rhombischen Krystallsysteme an. In vielen Fällen sind die Krystalle übrigens in verschiedener Weise gekrümmt, eine Erscheinung, die, wie von SCHIMPER (III, 96) zuerst hervorgehoben wurde, darin seinen Grund haben dürfte, dass diese Krystalle sich in dem zum mindesten zähflüssigen Stroma entwickeln müssen; es wurde wenigstens von LEHMANN constatirt, dass an verschiedenen Krystallen, wenn sie innerhalb stark viscoser Lösungen sich bilden, häufig krumme Flächen auftreten.

In den übrigen Fällen besitzen die innerhalb der Chromoplasten auftretenden Farbstoffkrystalle meist die Form von feinen Nadeln, bei denen die Bestimmung des Krystallsystemes nicht ausführbar ist; häufig sind dieselben sogar so dicht zusammengedrängt, dass die direkte Beobachtung derselben nur mit Hilfe der besten optischen Hilfsmittel gelingt (cf. Fig. 12, II), in manchen Fällen ist es sogar nur auf Grund der gleich zu besprechenden optischen Eigenschaften der Farbstoffkrystalle, der Anisotropie und des Pleochroismus, möglich, dass Vorhandensein derselben in den Chromoplasten nachzuweisen.

Was zunächst die optische Anisotropie der Farbstoffkrystalle anlangt, so bewirkt dieselbe bekanntlich, dass dieselben im Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Nicols in der Diagonalstellung je nach ihrer Dicke mehr oder weniger hell aufleuchten und nach Einschaltung eines Gypsplättchens eine Aenderung der durch dieses bedingten Interferenzfarbe bewirken. Diese Aenderung ist bei den Farbstoffkrystallen eine stärkere als bei den ebenfalls innerhalb der Chromoplasten auftretenden Proteinkrystalloiden, schwächer jedoch als bei gleich grossen Krystallen von Calciumoxalat. Es ist jedoch immerhin möglich noch an ziemlich kleinen Krystallen die Doppelbrechung zu constatiren.

Leichter und sicherer gelingt es allerdings an kleinen Krystallen den Pleochroismus nachzuweisen, der zuerst von SCHIMPER (III) an den Farbstoffkrystallen der Chromoplasten beobachtet wurde.

Derselbe wird bekanntlich dadurch hervorgebracht, dass die mit verschiedener Schwingungsrichtung den Krystall durchsetzenden Lichtstrahlen in diesem eine verschiedene Absorption erfahren. Speciell bei mikroskopischen Objekten kann man den Pleochroismus leicht daran erkennen, dass die betreffenden Gebilde bei Beobachtung mit nur einem Nicol — entweder nur dem Polarisator oder nur dem Analysator — ihre Farbe ändern, sobald man entweder das Objekt oder den Nicol dreht. Beobachtet man z. B. einen rhombischen Farbstoffkörper der Möhre unter Drehung des Analysators, so wird das vom Beleuchtungsapparat gelieferte gewöhnliche Licht beim Durchgang durch den Krystall in zwei Strahlen zerlegt, deren Schwingungsrichtungen den Diagonalen des Rhombus parallel laufen und die beim Durchtritt durch den Krystall eine verschiedene Absorption erleiden. Geht nun die Polarisationsebene des Analysators der einen oder

der anderen Diagonale des rhombischen Krystalles parallel, wird man den einen dieser beiden Strahlen gesondert beobachten können, während in allen dazwischenliegenden Stellungen des Analysators von jedem Strahle eine Componente den Nicol passiren muss und die Resultante eine Mischfarbe aus beiden Strahlen sein muss.

Betrachtet man nun die Farbstoffkrystalle der Möhre in der angegebenen Weise, so wird man in der That finden, dass dieselben bei einer Stellung des Analysators vollkommen farblos erscheinen, nach einer Drehung um 90° aber die höchsten Farbentöne zeigen (je nach ihrer Beschaffenheit carmoisinroth oder orange).

Ebenso wie die ebengenannten Krystalle, sind nun auch die sämmtlichen übrigen Farbstoffkrystalle durch starken Pleochroismus ausgezeichnet und zwar ist derselbe, wie bereits bemerkt wurde, noch bei bedeutend kleineren Krystallen zu constatiren als die Doppelbrechung. So hat denn auch z. B. A. W. Schimper in der angegebenen Weise »die winzigen Farbstoffeinschlüsse, die in den Früchten von *Solanum dulcamara* (cf. Fig. 12, V) enthalten sind und die sich von amorphen Körnern oder Tröpfchen äusserlich nicht unterscheiden liessen, mit voller Sicherheit als Krystalle bestimmen können.«

Eine umfassendere Untersuchung des soeben genannten Autors hat jedoch gezeigt, dass die Verbreitung der Farbstoffkrystalle im Pflanzenreich eine ziemlich beschränkte ist, so fehlen sie zunächst den gelben Chromoplasten gänzlich, rothe Farbstoffkrystalle sind ferner ausser bei der Möhre und Tomate namentlich in den Früchten von *Solanum dulcamara* und *Lonicera xylosteum*, braune nur bei *Neottia nidus avis* beobachtet. Am häufigsten sind die orangefarbigen Krystalle, sie finden sich z. B. in den Blüthen von *Tropaeolum*, in der Frucht von *Rosa* und *Pyrus* spec., im Arillus von *Evonymus* etc. Doch giebt es auf der anderen Seite auch orangefarbene Chromoplasten ohne Krystalleinschlüsse, z. B. in der Frucht von *Bryonia dioica*. Endlich können auch innerhalb ein und desselben Chromoplasten gleichzeitig Grana und Farbstoffkrystalle auftreten; dies ist nach Schimper (III, 104) z. B. in den bereits erwähnten Früchten von *Solanum dulcamara* (Fig. 12, V) der Fall, deren Chromoplasten zugleich gelbe Grana und rothe Krystalle enthalten.

2. Die nicht krystallinischen Farbstoffe. Von den innerhalb der Chromoplasten auftretenden nicht krystallinischen Farbstoffen wurde bereits angegeben, dass sie im Allgemeinen als runde Körper im Stroma auftreten. Es muss jedoch hervorgehoben werden, dass es keineswegs möglich ist, diese Grana in allen Chromoplasten mit gleicher Sicherheit zu beobachten. Vielmehr besitzen die Farbstoffkügelchen bei verschiedenen Pflanzen eine sehr verschiedene Grösse und sind auch sehr verschieden dicht innerhalb der Chromoplasten angehäuft. Ein sehr günstiges Beobachtungsobject bieten z. B. die fertilen Stengel von *Equisetum arvense*; die in diesen enthaltenen hellrothen Chromoplasten (cf. Fig. 14, I) besitzen nur eine geringe Anzahl grosser Grana und es kann in diesem Falle kein Zweifel über die Farblosigkeit des Stromas der Chromoplasten bestehen. Bei den in den Blüthentheilen von *Aloë* spec. enthaltenen rosenrothen Chromoplasten sind die immerhin noch relativ grossen Grana vorwiegend peripherisch gelagert, so dass hier die Mitte des Farbstoffkörpers farblos erscheint, ebenso verhalten sich nach Schimper auch die gelben Chromoplasten in den Blüthen von *Oncidium*. Namentlich bei den blassgefärbten Chromatophoren ist es jedoch selbst mit den besten optischen Hilfsmitteln zur Zeit unmöglich, ein sicheres Urtheil darüber zu fällen, ob in ihnen

in gleicher Weise eine Sonderung in farbloses Stroma und gefärbte Grana vorhanden ist; immerhin scheint dies nach Analogieschlüssen nicht unwahrscheinlich.

Was nun endlich die Natur der Grana anlangt, so ist es höchst wahrscheinlich, dass dieselben keine wirklich festen Körner, wie es ja eigentlich der Name besagen würde, sondern flüssige Vacuolen sind. Es ist dies namentlich deshalb anzunehmen, weil man ein Verschmelzen der Kugeln zu grösseren Tropfen bei der Zerstörung des Stromas leicht beobachten kann. Ob jedoch die Grana aus einer einfachen wässrigen Lösung des betreffenden Farbstoffes bestehen oder ob der Farbstoff an ein fettes Oel, Wachs oder dergl. gebunden oder in diesem gelöst ist, konnte zur Zeit noch nicht mit Sicherheit entschieden werden.

2. Die feinere Struktur der Chloroplasten.

Den Chromoplasten gegenüber sind die Chloroplasten durch eine feinere Struktur ausgezeichnet, so dass zur Zeit von den verschiedenen Autoren noch sehr abweichende Ansichten in dieser Hinsicht vertreten werden. Nur darin sind alle neuren Beobachter einig, dass die Chloroplasten ganz abgesehen von Stärkeeinschlüssen etc. aus keiner homogenen gleichmässig mit Farbstoff durchtränkten Masse bestehen, eine Thatsache, die zuerst von PRINGSHEIM (I) constatirt wurde. Der genannte Autor wies namentlich nach, dass bei der verschiedensten Behandlungsweise der Chloroplasten ein schwammartiges plasmatisches Gerüst sichtbar wird, aus dem der Farbstoff in stark lichtbrechenden Tropfen hervortritt. Er nahm nun an, dass auch schon im lebenden Chlorophyllkorn das plasmatische Stroma jene schwammartige Struktur besitzen sollte, dessen Maschen von einer ölartigen Masse, dem Lipochrom, die den Chlorophyllfarbstoff in Lösung enthielte, erfüllt wären. In neuerer Zeit will denn auch A. TSCHIRCH (I, 12 und II) an lebenden Chloroplasten — namentlich denen von *Mnium* — einen solchen »Plasmaschwamm« direkt beobachtet haben. Nach den Angaben dieses Autors soll sich sogar durch direkte Beobachtung constatiren lassen, dass die Balken des Plasmaschwammes mit Farbstoff ausgekleidet und die Maschen desselben von heller grün gefärbtem Oel erfüllt sind.

Im Gegensatz zu den soeben mitgetheilten Angaben haben nun alle anderen Autoren, die sich neuerdings mit der Struktur der Chloroplasten beschäftigt haben, obwohl sie ihre Untersuchungen mit mindestens gleich guten optischen Hilfsmitteln und an gleich günstigem Materiale angestellt haben, nicht zu so sicheren Resultaten gelangen können. Sie sind vielmehr darüber einig, dass man an dem lebenden Chlorophyllkorne nur eine bald feinere, bald gröbere Punktirung beobachten kann, deren Deutung sich aber zur Zeit nicht mit voller Sicherheit ausführen lässt.

Gestützt auf fixirte und tingirte Präparate hat SCHMITZ die Ansicht vertheidigt, dass die Chloroplasten eine gleiche Struktur besitzen, wie er sie für das Cytoplasma und den Zellkern annimmt, und aus feinen, grüngefärbten Fibrillen bestehen. Gegen eine solche Annahme spricht jedoch besonders der Umstand, dass es durchaus nicht bewiesen ist, ob wir es nicht bei jenen feinen Fibrillen mit einem durch die Präparation hervorgerufenen Kunstprodukt zu thun haben.

So scheint mir denn auch in der That die von A. MEYER und SCHIMPER vertretene Ansicht die meiste Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, nach der die Chloroplasten aus einem farblosen oder wenig gefärbten Stroma bestehen,

dem grüngefärbte Kügelchen (Grana) eingelagert sind. Es spricht hierfür nicht nur die Analogie mit den Chromoplasten, sondern es deuten auch verschiedene Beobachtungen auf einen solchen Bau hin. So hat A. MEYER (I, 23) an den Chloroplasten aus den grünen Knollen von *Acanthephippium silhetense* die grosse Stärkekörner enthielten und bei denen in Folge dessen die Masse der Chloroplasten zum Theil nur einen dünnen Ueberzug über diese bildete, eine Sonderung in farbloses Stroma und grüne Grana in so deutlicher Weise ausgeprägt gefunden, dass hier eine Täuschung kaum möglich ist. Aehnliche Bilder erhielt auch SCHIMPER an den Chloroplasten von verschiedenen *Orchideen*, von *Umbilicum*, *Mnium* etc., während nach den Untersuchungen dieses Autors speciell die Algen eine sehr feine Struktur zeigen.

Immerhin kann diese Frage zur Zeit noch nicht als gelöst betrachtet werden, geben doch auch die beiden letztgenannten Autoren zu, dass sie auch an den günstigsten Objecten zu einer ganz unzweifelhaften Beobachtung noch nicht gelangt sind.

Eine mehrfach discutirte Frage ist endlich die, ob die Chloroplasten gegen das Cytoplasma durch eine Membran abgegrenzt sind. Es ist jedoch auch in dieser Beziehung zur Zeit noch kein abschliessendes Urtheil zu fällen. Nur darüber scheinen mir sämmtliche Autoren, die sich neuerdings eingehender mit dieser Frage beschäftigt haben, mit alleiniger Ausnahme von A. TSCHIRCH, übereinstimmender Ansicht zu sein, dass eine solche Membran durch direkte Beobachtung nicht constatirt werden kann. Bezüglich der Beobachtungen von A. TSCHIRCH kann ich jedoch SCHMITZ nur beistimmen, der sich dahin ausspricht, dass dieselben auf optischer Täuschung beruhen. Auch lässt sich die Abplattung der Chloroplasten vor der unmittelbaren Berührung derselben in dieser Beziehung nicht als Beweis anführen; denn wenn dieselbe durch die Berührung der farblosen Membranen hervorgebracht würde, so müssten diese jedenfalls eine auffallend verschiedene Dicke besitzen, da die farblose Zwischenschicht zwischen zwei Chloroplasten auch, wenn sie sich schon vollkommen abgeplattet haben, von sehr verschiedener Dicke ist, wie man z. B. an Farnprothallien leicht constatiren kann. Ebensowenig kann die Vacuolenbildung bei der Quellung isolirter Chloroplasten für das Vorhandensein einer Membran sprechen, diese kann vielmehr ebensogut ein Kunstprodukt sein, wie die Plasmamembranen, die sich um beliebige isolirte Plasmapartien bei der Berührung mit Wasser bilden.

Erwähnen will ich noch, dass auch nach den neuesten Untersuchungen von FRANK SCHWARZ (II, C V) sich eine chemisch differente Membran an den Chloroplasten nicht beobachten lässt. Immerhin bleibt aber die Möglichkeit noch bestehen, dass die Chloroplasten durch eine Membran mit ähnlichen Eigenschaften wie die Niederschlagsmembranen gegen das Cytoplasma abgegrenzt sind, eine Ansicht die zuerst von PFEFFER (I, 147) ausgesprochen wurde. Ich werde auf diesen Punkt im zweiten Theile zurückkommen.

3. Chemische Zusammensetzung der Chromatophoren.

Wie bereits hervorgehoben wurde, besteht die Grundmasse sämmtlicher Chromatophoren, das Stroma, aus proteinartigen Stoffen. Für die Chloroplasten wurde diese Thatsache namentlich von SACHS (IV, 195) durch verschiedene microchemische Reactionen festgestellt; dasselbe lässt sich nun auch leicht für die Leuko- und Chromoplasten nachweisen.

Nach neueren Untersuchungen von ZACHARIAS (III und IV, 275) sollen übrigens die Chromatophoren neben Albumin auch grössere Mengen von Plastin enthalten.

Ueber die chemischen Eigenschaften, der in den Chromatophoren enthaltenen Farbstoffe ist noch sehr wenig bekannt, obwohl namentlich über den Farbstoff der Chloroplasten, das Chlorophyll, eine grosse Anzahl von Untersuchungen vorliegt. Als höchst wahrscheinlich kann es jedoch schon jetzt gelten, dass in den grüngefärbten Chloroplasten stets zwei verschiedene Farbstoffe enthalten sind, von denen der eine eine grüne, der andere eine gelbe Farbe besitzt, und die deshalb auch in Uebereinstimmung mit HANSEN (II) als Chlorophyllgrün und Chlorophyllgelb bezeichnet werden mögen. Diese sind in absolutem Alkohol beide löslich, können aber nach der von KRAUS herrührenden Methode durch Schütteln der alkoholischen Lösung mit Benzol partiell getrennt werden. Das Chlorophyllgelb bleibt dann zum grössten Theil im Alkohol zurück, während die Benzollösung die Hauptmenge des Chlorophyllgrüns enthält. Noch besser soll diese Trennung nach HANSEN (II, 140) gelingen, wenn man einen Chlorophyllextract in absolutem Alkohol mit $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{2}$ Volum Wasser versetzt und dem Gemisch das gleiche Volum Petroläther hinzufügt. Es wird in diesem Falle das Chlorophyllgrün vom Petroläther aufgenommen.

Der grossen Empfindlichkeit dieser Körper gegen die verschiedenartigsten Reagentien ist es wohl namentlich zuzuschreiben, dass die Reindarstellung derselben bisher nicht gelang. Allerdings haben bereits verschiedene Autoren, so neuerdings namentlich HANSEN (II) und TSCHIRCH (I), geglaubt, den unveränderten grünen und gelben Farbstoff der Chloroplasten in Händen gehabt zu haben. Gegen die Identität des von HANSEN dargestellten Chlorophyllgrüns mit dem in den lebenden Chloroplasten vorhandenen Farbstoffe sprechen jedoch namentlich die spectroskopischen Untersuchungen von TSCHIRCH (I) und WEGSCHEIDER (I). Für das TSCHIRCH'sche »Reinchlorophyll« hat aber neuerdings WOLLHEIM (I, 193) nachgewiesen, dass dasselbe eine constante und nicht unbeträchtliche Menge Zink enthält.

Ob der in den etiolirten Chloroplasten enthaltene gelbe Farbstoff, das Etiolin, mit dem Chlorophyllgelb identisch ist, was von HANSEN (II, 141) behauptet, von TSCHIRCH (I, 94) aber bestritten wird, muss noch durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

Ueber die in den Chromatophoren der Fucaceen enthaltenen Farbstoffe liegt eine neuere Untersuchung von HANSEN (III) vor, durch die das Vorhandensein von Chlorophyllgrün und Chlorophyllgelb in diesen bewiesen wird. Ausserdem befindet sich in diesen noch ein brauner in Wasser löslicher Farbstoff, der bereits 1869 von MILLARDET den Namen Phycophaïn erhalten hat.

Aehnlich scheinen sich auch die Chromatophoren der übrigen nicht grünen Algen zu verhalten: wenigstens wurde aus den Chromatophoren der Florideen ebenfalls ein in Wasser löslicher Farbstoff ausgezogen, der von KÜTZING wegen seiner rothen Farbe den Namen Phycoerythrin erhalten hat (cf. PRINGSHEIM II). Ebenso lässt sich aus den blaugefärbten Cyanophyceen mit kaltem Wasser ein blauer Farbstoff ausziehen, der als Phycocyan bezeichnet wird.

Ganz unzureichend sind unsere Kenntnisse über die in den Chromoplasten enthaltenen Farbstoffe. Es ist nach den vorliegenden Untersuchungen nicht einmal möglich, die Frage zu entscheiden, wieviel verschiedene Farbstoffe in den Chromoplasten vorkommen (cf. HANSEN I und TSCHIRCH I, 97).

Ebensowenig lässt sich zur Zeit mit Sicherheit entscheiden, ob ausser den proteinartigen Stoffen und den Farbstoffen noch andere Verbindungen constant in den Chromatophoren enthalten sind. So ist auch der ölartige Körper, an den nach PRINGSHEIM (I) der Farbstoff der Chloroplasten gebunden sein soll und der von dem genannten Autor als Lipochlor bezeichnet wird, sehr hypothetischer

Natur, wie namentlich von A. MEYER (I, 16) nachgewiesen wurde; es ist in der That der mikrochemische Nachweis irgend einer ölartigen Substanz als constanter Bestandtheil der Chloroplasten bisher nicht gelungen.

Schliesslich mag an dieser Stelle noch die von PRINGSHEIM (I) entdeckte Hypochlorinreaction der Chloroplasten erwähnt werden. Dieselbe besteht darin, dass in den Chloroplasten bei der Behandlung mit verdünnter Salzsäure, Essigsäure, Pikrinsäure etc. nach einiger Zeit braune Kügelchen auftreten, die häufig zu ebenfalls braungefärbten Krystallnadeln auswachsen. Nach PRINGSHEIM sollten sich nun diese braunen Gebilde aus einem ölartigen in den Chloroplasten enthaltenen Körper »dem Hypochlorin«, bilden, den der genannte Autor für das erste Assimilationsprodukt hielt. Von MEYER (I, 17) und TSCHIRCH (I, 41) wurde nun aber gezeigt, dass das Hypochlorin PRINGSHEIM's ein Zersetzungsprodukt des Chlorophyllfarbstoffes darstellt und mit dem bereits früher von HOPPE-SEYLER dargestellten Chlorophyllan identisch ist. Immerhin bleibt die sogenannte Hypochlorin-Reaction schon deshalb von Interesse, weil sie sehr gut zum mikrochemischen Nachweis des Chlorophylls benutzt werden kann, und zwar ist zu diesem Zwecke die Anwendung von Eisessig sehr zu empfehlen, da dieser, wie A. MEYER (I) gezeigt hat, schon nach sehr kurzer Zeit die Ausscheidung der Hypochlorin- oder Chlorophyllannadeln bewirkt.

4. Die Einschlüsse der Chromatophoren.

Unter den fremdartigen Einschlüssen, die innerhalb der Chromatophoren gebildet werden, besitzen die Stärkekörner unstreitig die grösste Verbreitung, ausserdem finden sich ziemlich häufig Proteinkrystalloide und Tropfen einer ölartigen Substanz innerhalb der Chromatophoren.

Von besonderem Interesse ist es, dass alle drei Arten von Einschlüssen in jeder Gruppe der Chromatophoren vorkommen, wodurch, wie von SCHIMPER bereits hervorgehoben wurde, von Neuem die Aehnlichkeit der innerhalb derselben sich abspielenden chemischen Processe und somit auch die Zusammengehörigkeit der drei Gruppen der Chromatophoren bewiesen wird.

1. Die Stärkekörner.

Da ich es aus verschiedenen Gründen vorziehe, die morphologischen und chemischen Eigenschaften der Stärkekörner in Gemeinschaft mit verschiedenen verwandten Körpern in einem späteren Kapitel zu besprechen, sollen an dieser Stelle nur die Beziehungen derselben zu den Chromatophoren erörtert werden. Es ist nun in dieser Hinsicht namentlich die Frage von Interesse, ob die Stärkekörner stets Produkte des Chromatophorensystems sind oder ob dieselben auch im Cytoplasma und ohne Mitwirkung von Chromatophoren gebildet werden können. Diese Frage ist auch in neuster Zeit noch von verschiedenen Autoren verschieden beantwortet worden. So vertreten namentlich SCHMITZ und SCHIMPER die Ansicht, dass die Stärke nur innerhalb der Chromatophoren gebildet werden kann, während z. B. STRASBURGER noch an der gegentheiligen Ansicht festhält. In der That scheint mir eine endgiltige Entscheidung über diese Frage zur Zeit noch nicht möglich zu sein. Wenn man jedoch bedenkt, wie sehr die Zahl der Fälle, in denen der Nachweis, dass die Stärkebildung innerhalb der Chromatophoren stattgefunden hat, gelungen ist, besonders seit der

Entdeckung der Leukoplasten in den letzten 5 Jahren zugenommen hat[1]) und die Schwierigkeiten berücksichtigt, mit denen namentlich in plasmareichen Geweben die Nachweisung der Leukoplasten verbunden ist, so wird man zugeben müssen, dass die von SCHMITZ und SCHIMPER vertretene Ansicht eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich hat. Beobachtungen, bei denen ein sicherer Nachweis von Chromatophoren nicht gelang, können natürlich bei der Schwierigkeit, die einem solchen Nachweis entgegensteht, den an günstigeren Objecten gewonnenen positiven Ergebnissen gegenüber nur einen relativ geringeren Werth beanspruchen.

Hervorgehoben mag ferner noch werden, dass Stärkebildung in den Chloroplasten fast aller höheren Pflanzen wenigstens zeitweise zu beobachten ist; in manchen Fällen, wo unter normalen Bedingungen Stärkebildung unterbleibt, lässt sich dieselbe, wie GODLEWSKI (I, 218) gezeigt, durch Steigerung der Assimilation — durch intensivere Beleuchtung und Eintragen in Kohlensäure-reichere Luft — hervorrufen. Bei einer Anzahl Algen fehlt jedoch die Stärkebildung gänzlich, so vor Allem bei den Diatomeen, Phaeophyceen und Rhodophyceen.[2]) Ferner soll bei einigen *Vaucheria*-Arten niemals Stärkebildung innerhalb der Chloroplasten erfolgen (cf. SCHIMPER III, 60). Ebenso, wie in den Chloroplasten der höheren Gewächse, findet nun auch in den Leukoplasten sehr häufig Stärkebildung statt; es sind jedoch endlich auch nicht selten stärkeführende Chromoplasten anzutreffen (cf. Fig. 12, II und VI). So sind namentlich, wie bereits hervorgehoben wurde, die in den vegetativen Organen vorkommenden Chromoplasten durch reichliche Stärkebildung ausgezeichnet.

2. Proteinkrystalloide.

Während die Proteinkrystalloide in den Leuko- und Chromoplasten ziemlich häufig anzutreffen sind, kennen wir zur Zeit nur relativ wenig Fälle, in denen Proteinkrystalloide in den Chloroplasten auftreten. Nur in den Familien der *Orchideen* und *Boragineen* besitzen dieselben nach den Untersuchungen von SCHIMPER (III, 66) eine allgemeinere Verbreitung. Es steht jedoch zu erwarten, dass man mit der Zeit auch noch bei einer grösseren Anzahl von Pflanzen Proteinkrystalloide antreffen wird, da dieselben bei oberflächlicher Betrachtung leicht übersehen werden können.

Die Proteinkrystalloide besitzen nämlich nur in Ausnahmefällen, wie z. B. nach SCHIMPER in den Chromatophoren der Epidermis von *Cerinthe glabra*, eine erhebliche Grösse. Sie bilden meist langgestreckte Prismen oder Nadeln, die häufig eine grosse Zartheit zeigen können. Nur in zwei Fällen sind Würfel oder Octaëder als Einschlüsse der Chromatophoren beobachtet worden: im Rhizom von *Canna* und in den Brakteen von *Strelitzia Reginae*.

Was das chemische Verhalten der Proteinkrystalloide anlangt, so wissen wir zur Zeit nur, dass dieselben sich mit Ausnahme der von *Canna* in Wasser lösen, durch Alkohol allmählich gehärtet und von Farbstoffen tingirt werden. Im Uebrigen herrschen bezüglich der in verschiedenen Pflanzen beobachteten Krystalle Verschiedenheiten, die jedoch noch nicht genügend erforscht sind, um sichere Resultate ergeben zu haben.

---

[1]) So wurden von SCHMIDT (I, 461) und A. MEYER in den Siebröhren, von POTTER (cf. Botan. Centralbl., Bd. XVIII, pag. 31) in den Milchzellen von *Euphorbia*, von SCHIMPER (III, 197) in den Embryosäcken und Eizellen stärkebildende Leucoplasten nachgewiesen.

[2]) Die sogenannte Florideen- und Phaeophyceenstärke, die sich auch chemisch abweichend von der Stärke verhält, ist ein Produkt des Cytoplasmas, wie weiter unten noch näher besprochen werden wird.

3. Oeltropfen.

Nachdem schon von Naegeli, Briori, Borodin u. a. auf das Vorkommen ölartiger Einschlüsse innerhalb der Chromatophoren aufmerksam gemacht war, wurden namentlich von A. Meyer (I, 27), der auch noch über die Verbreitung derselben zahlreiche neue Angaben machte, die chemischen Eigenschaften dieser Körper näher untersucht; es stellte sich hierbei heraus, dass dieselben sich sowohl von den Fetten, wie von den ätherischen Oelen durch wesentliche Reactionen unterscheiden, so namentlich dadurch, dass sie mit Osmiumsäure nur ganz allmählich eine braune Farbe annehmen, in verdünntem Alkohol löslich, in Eisessig aber unlöslich sind.[1]) Ferner sind sie stets unlöslich in Wasser, löslich in Aether. Alle diese Reactionen, die in allen untersuchten Fällen in derselben Weise verliefen, deuten darauf hin, dass diese Körper sich in chemischer Hinsicht sehr nahe stehen und von den im Cytoplasma vorkommenden ähnlichen Substanzen unterscheiden. Bemerkt mag übrigens noch werden, dass die in verschiedenen Pflanzen vorkommenden Oeltropfen in ihrem Verhalten gegen andere Reagentien, wie namentlich Chloralhydrat, geringe Differenzen zeigen (cf. Schimper III, 180).

Was die Verbreitung der Oeltropfen anlangt, so sind dieselben innerhalb der Chromatophoren bislang nur in zwei Fällen beobachtet, nämlich von Schimper (III, 106) in den Chromoplasten der Blüthen von *Iris Pseudacorus* und *Oncidium janeirense*. Dagegen besitzen sie in den Leuko- und Choroplasten eine grosse Verbreitung und sollen nach den neueren Untersuchungen von Schimper namentlich in den alternden Chloroplasten sämmtlicher Algen und Phanerogamen constant auftreten. Während jedoch bei den Blüthenpflanzen die Oeltropfen vorwiegend im Innern der Chloroplasten entstehen, sollen sie sich bei den Algen meist an der Oberfläche derselben bilden und sogar häufig von dem Chloroplasten ganz loslösen. Bei den Phanerogamen besteht ferner noch ein Unterschied zwischen den Gewächsen mit perennirender und nicht perennirender Belaubung. In den nicht perennirenden Blättern treten nämlich die Chloroplasten meist erst kurz vor dem Abfall derselben auf, doch meist noch innerhalb der grün gefärbten Chromatophoren; in den perennirenden grünen Pflanzentheilen findet dagegen eine Bildung der Oeltropfen in den meisten Fällen schon lange vor dem Absterben derselben statt. Doch lässt sich weder in dem einen, noch in dem anderen Falle eine spätere Auflösung der Oeltropfen mit Sicherheit constatiren, so dass es höchst wahrscheinlich ist, dass die Oeltropfen in allen Fällen ein Excret der Chromatophoren darstellen, das eine weitere Verwendung im Stoffwechsel der Pflanze nicht mehr findet.[2])

---

[1]) In Uebereinstimmung mit Meyer und Schimper ziehe ich es trotzdem vor, diese Gebilde auch ferner als Oeltropfen zu bezeichnen, solange wir über die thatsächliche Zusammensetzung derselben noch im Unklaren sind.

[2]) Einer Nachuntersuchung bedürftig sind jedoch in dieser Beziehung die von Borodin (I) bei *Vaucheria sessilis* gemachten Beobachtungen. Von dem genannten Autor wurden nämlich mit dieser Alge, die niemals Stärkekörner, stets aber Oeltropfen enthält, einige Experimente ausgeführt, die dafür sprechen, dass das Oel in denselben eine analoge Rolle spielt wie die Stärke in anderen Pflanzen. Diese Experimente wurden aber von Schimper (II, 186 ff.) theils mit anderem Erfolg wiederholt, theils anders gedeutet.

Kapitel 9.
Vermehrung und Metamorphosen der Chromatophoren.

Während man bis vor Kurzem allgemein annahm, dass die Chromatophoren auch durch direkte Differenzirung aus dem Cytoplasma entstehen können und sich nur in älteren Organen durch Theilung vermehren, haben es die Untersuchungen von SCHMITZ, SCHIMPER und A. MEYER wahrscheinlich gemacht, dass niemals eine Neubildung von Chromatophoren stattfindet und dass sich dieselben ebenso wie die Zelle selbst und der Zellkern ausschliesslich durch Theilung vermehren.

Ich verzichte hier darauf, die älteren Beobachtungen, die eine direkte Entstehung der Chromatophoren aus dem Cytoplasma darthun sollen, zu besprechen. Dieselben sind einerseits ohne Kenntniss von dem Vorhandensein der Leukoplasten angestellt und ausserdem haben unsere Instrumente und Präparationsmethoden in den letzten Decennien eine solche Vervollkommnung erfahren, dass jene älteren Beobachtungen den neueren Untersuchungen gegenüber nur sehr zweifelhaften Werth haben.[1])

Dass die Chromatophoren sich nun in der That in vielen Fällen durch Theilung vermehren, ist relativ leicht zu constatiren und wurde auch speciell für die Chloroplasten der *Characeen* schon 1846 von NÄGELI nachgewiesen. NÄGELI zählte nämlich die Chloroplasten zunächst in noch nicht ausgewachsenen Zellen, in denen die Chlorophyllkörper sich aber bereits scharf gegen das Cytoplasma abhoben und ungefähr gleiche Grösse besassen, so dass eine Neubildung derselben in diesen Zellen jedenfalls nicht mehr stattfinden konnte. Er bestimmte dann auch die Zahl der in ausgewachsenen Zellen enthaltenen Chloroplasten und da diese stets eine ganz bedeutend grössere war, als in den jüngeren Zellen musste offenbar während der Zellstreckung eine Vermehrung der Chloroplasten durch Theilung stattgefunden haben. Für eine solche spricht denn auch die Gestalt der Chloroplasten in jugendlichen Zellen; man findet in diesen nämlich neben kreisrunden Chloroplasten stets auch solche die verschieden stark in die Länge gestreckt sind und bei denen sich zum Theil auch schon in der Mitte eine Einschnürung gebildet hat, die verschieden tief in die Mitte hineinragt und die natürlich schliesslich zur Theilung der Chromatophoren führen muss.

Ueber die Theilung der Chromatophoren der Algen hat neuerdings SCHMITZ (VIII, 90) umfassendere Untersuchungen angestellt. Er unterscheidet zwei verschiedene Theilungsarten des Chromatophors, die jedoch in der mannigfachsten Weise an den verschiedenen Chromatophoren combinirt sein können.

Bei dem ersteren Theilungsmodus, der Theilung durch »Durchschnürung«, soll eine mittlere Zone des etwas in die Länge gestreckten Chromatophors zu einem mehr oder weniger zarten Strange ausgezogen werden, durch dessen Zerreissen der Chloroplast schliesslich in zwei Stücke zerlegt wird.

Bei der zweiten Theilungsweise, der Theilung durch »Zerschneidung«, soll die Zertheilung mehr simultan erfolgen und es sollen ferner in der in der Theilungsebene gelegenen Querzone zunächst meist sehr zarte Fibrillen auftreten, durch deren Zerreissen erst das Chromatophor zerlegt wird. Da diese Fibrillen jedoch nur an Pikrinsäure-Material beobachtet wurden, muss es erst noch durch

[1]) Eine kurze kritische Zusammenstellung der einschlägigen älteren Literatur findet sich übrigens bei SCHIMPER (III, 11—15).

weitere Untersuchungen entschieden werden, ob dieselben nicht einfach als Kunstprodukte aufzufassen sind.

Durch einfache Einschnürung findet nun höchst wahrscheinlich auch stets die Theilung der scheibenförmigen Chloroplasten der höheren Gewächse statt. Abweichend verhalten sich nur, wie von MIKOSCH entdeckt wurde, die Chloroplasten von *Hartwegia comosa.* Bei diesen bildet sich während der Längsstreckung in der Mitte derselben eine vollkommen farblose homogene Querzone aus, durch deren Spaltung dann die Theilung der Chloroplasten bewirkt wird. Irgend welche faserige Struktur lässt sich übrigens nach den übereinstimmenden neueren Untersuchungen von MEYER (I, 60) und SCHIMPER (III, 192) innerhalb der farblosen Querzone nicht beobachten.

Kann es nun auch nach den soeben mitgetheilten Beobachtungen nicht zweifelhaft erscheinen, dass die Vermehrung der Chromatophoren in vielen Fällen jedenfalls durch Theilung bewirkt wird, so dürfen wir aus denselben aber natürlich noch nicht folgern, dass eine Neubildung der Chromatophoren überhaupt nicht stattfindet. Um das letztere nachzuweisen, war es offenbar nothwendig, die Chromatophoren während der ganzen Lebensperiode der Pflanzen zu verfolgen, und namentlich war zu zeigen, dass auch in den Meristemzellen und in den Fortpflanzungsorganen die Chromatophoren stets vorhanden sind und sich ebenfalls ausschliesslich durch Theilung vermehren. Dieser Nachweis wurde nun zuerst von SCHMITZ (VIII, 105) für eine grosse Anzahl von Algen, die den verschiedensten Familien entstammten, mit voller Sicherheit geführt. Der genannte Autor konnte bei diesen nicht nur in den Meristemzellen, sondern auch in den verschiedenen Fortpflanzungsorganen das Vorhandensein von vollkommen scharf gegen das Cytoplasma abgegrenzten Chromatophoren nachweisen. Er konnte ferner beobachten, dass bei der Keimung der Fortpflanzungszellen durch Wachsthum und Theilung der in ihnen enthaltenen Chromatophoren die Chromatophoren des jungen Keimlings entstehen.

Die grössten Schwierigkeiten machten in dieser Beziehung die Meristemzellen und die Centralzelle des Carpogons der *Characeen.* Doch ist es SCHMITZ (VIII, 109 und 126) schliesslich gelungen auch in der Scheitelzelle von *Chara foetida* wohl abgegrenzte, sehr kleine, scheibenförmige Chromatophoren, die in dem betreffenden Falle äusserst schwach gefärbt waren, in lockerer wandständiger Schicht im Protoplasma mit Sicherheit zu unterscheiden. Ebenso gelang es ihm auch in der Centralzelle jugendlicher Carpogone verschiedener Characeen kleine, vollständig farblose scheibenförmige Chromatophoren nachzuweisen, die allerdings in der reifen mit Plasma und Stärkekörnern vollkommen erfüllten Centralzelle nicht mehr sichtbar waren.

Abweichend verhalten sich nur in vielen Fällen die männlichen Sexualzellen, die nach SCHMITZ (VIII, 122) häufig die Chromatophoren ganz verlieren sollen (so bei den *Characeen, Florideen).* Bei allen diesen Algen bleiben aber in den weiblichen Sexualzellen die Chromatophoren stets erhalten und es ist also auch in diesen Fällen eine Uebertragung der Chromatophoren von der Mutterpflanze auf die nächstfolgende Generation ermöglicht.

Mit weit grösseren Schwierigkeiten, als bei den Algen, ist die lückenlose Verfolgung der Chromatophoren bei den Cormophyten verbunden. Doch sind auch bei diesen namentlich durch SCHIMPER eine grosse Anzahl von Beobachtungen gemacht worden, die es als höchst wahrscheinlich erscheinen lassen, dass diese sich ebenso verhalten, wie die Algen.

Was zunächst die vegetativen Meristemzellen der Phanerogamen anlangt, so konnte SCHIMPER sogar in einigen Fällen lebhaft grün gefärbte Chroma-

tophoren in diesen nachweisen, so in den Wurzeln von *Azolla* und *Lemna* und bei den Luftwurzeln zahlreicher *Orchideen*. Bei einer weit grösseren Zahl von Monocotylen und Dicotylen beobachtete er ferner Leukoplasten in allen Zellen des Vegetationspunktes der Stengel und Wurzeln. Allerdings waren dieselben in vielen Fällen von äusserst geringer Grösse und ihr Nachweis um so schwieriger, als die Leukoplasten in den plasmareichen Zellen sich nur äusserst wenig abhoben und auch durch Tinktionsmittel keineswegs in gleich günstiger Weise wie die Zellkerne sichtbar gemacht werden konnten. Als besonders günstiges Beobachtungsmaterial empfiehlt SCHIMPER den Stammscheitel von *Impatiens parviflora* und die Luftwurzeln von *Hartwegia comosa*.

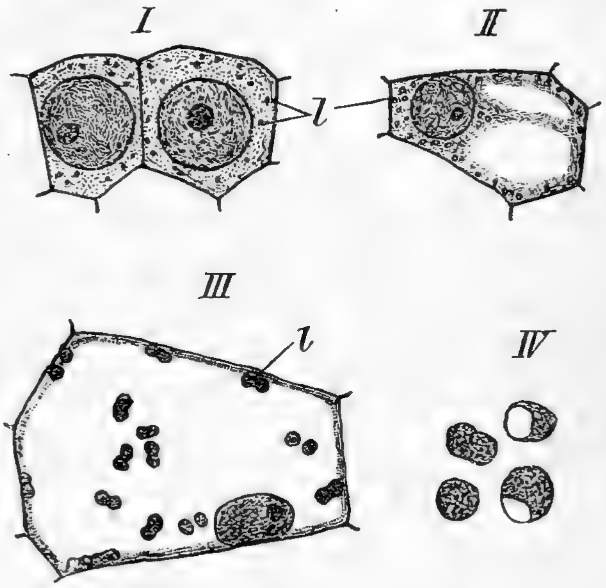


Fig. 13. (B. 549.)

Tradescantia albiflora. I Zellen aus dem Scheitelmeristem. II und III aus wachsenden Theilen des Stengels; l Leukoplasten. IV Ausgewachsene Chloroplasten. (800.) Nach SCHIMPER.

Dass nun auch in den allerjüngsten Zellen eine Neubildung der Leukoplasten nicht erfolgt, wird dadurch sehr wahrscheinlich, dass die Leukoplasten in ein und derselben Zelle stets nahezu von derselben Grösse sind, eine scharfe Umgrenzung zeigen und endlich häufig Einschnürungen besitzen, die auf eine gleiche Theilung, wie wir sie bei den ausgebildeten Chloroplasten bereits besprochen haben, hindeuten. Wenn man ferner jüngere und ältere Zellen vergleicht, so kann man beobachten, wie von Zelle zu Zelle die Grösse der Chromatophoren allmählich zunimmt und so von den kleinen Leukoplasten im Vegetationspunkte ein ganz allmählicher Uebergang zu den ausgewachsenen Chloroplasten stattfindet. Zur Illustration dieser Verhältnisse mag die nach SCHIMPER'schen Zeichnungen copirte Fig. 13 dienen, die die Entwicklung der Chloroplasten im Stengel von *Tradescantia albiflora* darstellt. In den Zellen des Scheitelmeristemes (Fig. I) sind nur sehr winzige Leukoplasten (1) enthalten; dieselben haben in Fig. II bereits etwas an Grösse zugenommen; die bedeutend ältere Zelle Fig. III zeigt namentlich zahlreiche Theilungsstadien des Leukoplasten, die aber immer noch bedeutend kleiner sind als die ausgebildeten Chloroplasten (Fig. IV).

Ferner hat nun SCHIMPER (I, 3) auch bereits 1883 in zahlreichen **jungen Embryonen** das Vorhandensein von Leuko- oder Chloroplasten constatirt. So konnte er z. B. bereits in einem achtzelligen Embryo von *Linum usitatissimum* kleine Chloroplasten mit aller Sicherheit beobachten. Ebenso lassen sich auch in reifen Samen Chloro- und Leukoplasten häufig mit voller Sicherheit nachweisen, und wenn auch dieser Nachweis in der kleinzelligen, mit Plasma dicht erfüllten Vegetationsspitze im Embryo reifer Samen nicht gelang, so dürfen wir wohl hierauf um so weniger grosses Gewicht legen, als jener Nachweis vor der Reife sich auch hier erbringen liess.

Es blieb also nur noch zu entscheiden, ob auch im Embryosack und der Eizelle bereits Chromatophoren vorhanden sind und es verdient somit um somehr unser Interesse, dass SCHIMPER neuerdings (III, 5—7) auch in diesen Chromatophoren nachgewiesen hat. Er beobachtete nämlich Leukoplasten in den

Eizellen von 3 systematisch sehr entfernt stehenden Gattungen (*Hyacinthus non scriptus*, *Daphne Blagayana* und *Torenia asiatica*); bei der letztgenannten Art gelang auch leicht die Nachweisung der Leukoplasten im Embryosack. Damit ist nun aber das Vorhandensein von Chromatophoren auch während des ganzen Verlaufes der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den Phanerogamen erwiesen.

Bezüglich der Moose und Gefässkryptogamen hat nun endlich SCHIMPER (III, 7) bei *Atrichum undulatum* und *Anthoceros laevis* das Vorkommen von Chromatophoren in der Eizelle und ebenso bei zahlreichen Moosen in der Scheitelzelle constatirt.

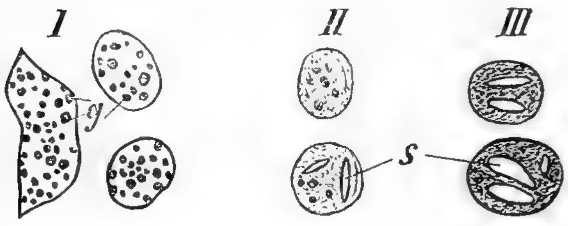
Ferner lassen sich die Chromatophoren auch in den Sporen von *Equisetum* leicht beobachten; dieselben scheinen zwar bei mässiger Vergrösserung einen abgesehen von dem die Mitte der Zelle einnehmenden grossen Zellkerne ganz gleichmässig grüngefärbten Inhalt zu besitzen. Zerdrückt man nun aber die Sporen in Wasser, so erkennt man deutlich die rundlichen Chloroplasten, die sich sofort durch die bekannte Vacuolenbildung verändern; es ist deshalb rathsam, dieselben in einer gleichzeitig fixirenden Flüssigkeit zu zerdrücken, wozu ich MÜLLER'sche Lösung sehr geeignet fand. Bei stärkerer Vergrösserung kann man übrigens auch schon in der lebenden Spore beobachten, dass der Zellkern von 2—3 Schichten von Chloroplasten umgeben ist.

Ausserdem hat SCHIMPER auch in den Sporen von *Osmunda* das Vorhandensein von Chloroplasten nachgewiesen, während ältere Autoren annahmen, das in diesen und anderen Farnsporen das Chlorophyll an wolkige Plasmamassen gebunden sei.

Mag es nun nach den vorliegenden Untersuchungen vielleicht noch nicht als vollkommen sichergestellt betrachtet werden können, dass eine Entstehung der Chromatophoren durch directe Differenzirung aus dem Cytoplasma niemals stattfindet, die Vermehrung derselben vielmehr stets durch Theilung schon vorhandener Chromatophoren bewirkt wird, so können wir diese Ansicht doch wohl mindestens als sehr wahrscheinlich bezeichnen.

Metamorphosen der Chromatophoren.

Unter den Metamorphosen der Chromataphoren sind namentlich diejenigen von Interesse, bei denen ein Uebergang in eine andere Art derselben stattfindet. In dieser Beziehung ist nun zunächst hervorzuheben, dass die Chromoplasten im Allgemeinen das Endglied bei diesen Metamorphosen bilden, dass sie aber sowohl aus Leukoplasten, wie aus Chloroplasten entstehen können und dass diese selbst sehr häufig wechselseitig in einander übergehen.



(B. 550.) Fig. 14.
Equisetum arvense. I Chromoplasten aus dem Parenchym des Stengels. II Id. aus der Blattscheide in der Umwandlung zu Chloroplasten begriffen. III Chloroplasten aus einer ergrünten Blattscheide, *s* Stärkekörner, *g* Grana. (1400).

Ausnahmsweise findet jedoch auch eine Verwandelung von Chromoplasten in Chloroplasten statt. Dies ist z. B. sehr leicht zu beobachten bei den fertilen Sprossen von *Equisetum arvense.* Diese führen sowohl in dem Parenchym des Stengels als auch der Scheiden zunächst Chromoplasten, die durch grosse rothgefärbte Grana ausgezeichnet sind (cf. Fig. 14, I); untersucht man nun aber ältere

Blattscheiden, die auch schon äusserlich hellgrün gefärbt erscheinen, so findet man in ihnen ganz normale Chloroplasten (Fig. 14, III), die häufig Stärkeeinschlüsse (s) enthalten. Dass nun diese in der That aus den zuerst beobachteten Chromoplasten hervorgegangen sind, geht daraus mit aller Evidenz hervor, dass es gar nicht schwer ist, alle Uebergangsstadien aufzufinden, in denen die Zahl und Grösse der rothen Grana immer mehr abnimmt und ganz allmählich die grüne Farbe auftritt, so zwar, dass man schon ziemlich intensiv grüngefärbte Chromatophoren antreffen kann, die noch einige rothe Kügelchen enthalten (Fig. 14, II).

Ebenso sicher lässt sich nun umgekehrt auch die Verwandlung der Chloro- und Leukoplasten in Chromoplasten verfolgen und zwar pflegt bei dieser Umwandlung, wie die Untersuchungen von MEYER und SCHIMPER ergeben haben, die Aenderung resp. das Auftreten des Pigmentes den Gestaltsveränderungen vorauszugehen, sodass man meist in jungen Blüthen und Früchten Chromoplasten antrifft, die ihrer Gestalt nach mit den Leuko- und Chromoplasten, aus denen sie sich entwickelt haben, noch vollkommen übereinstimmen, während erst in späteren Entwicklungsstadien die Chromoplasten die mannigfachen oben geschilderten Gestalten zeigen.

Fig. 15. (B. 551.)

Tropaeolum aduncum. I Junge Epidermiszelle mit Chloroplasten. II Aeltere Chloroplasten, *s* Stärkekörner. III Id. in der Umbildung zu Chromoplasten begriffen. IV In Ausbildung begriffene Chromoplasten. V Chromoplasten aus der Epidermis des Kelches einer halboffenen Blüthe. (800.) Nach SCHIMPER.

Als Beispiel für diese Metamorphosen mag die in Fig. 15 abgebildete Entwicklungsgeschichte der Chromoplasten von *Tropaeolum aduncum* dienen. Dieselben entstehen nach den Untersuchungen von SCHIMPER (I, 11) aus deutlich grüngefärbten Chloroplasten, die in Fig. I u. II dargestellt sind. In den in Fig. III abgebildeten Chromatophoren findet sodann der Uebergang zwischen den Chloro- und Chromoplasten statt; dieselben besitzen bereits nur noch eine blass hellgrüne Farbe. Das etwas ältere Stadium IV zeigt bereits zackige Umrisse der Chromoplasten, diese erreichen jedoch erst in Fig. V ihre definitive Grösse.

Eine Entstehung der Chloroplasten aus den Leukoplasten haben wir bereits beschrieben und es lässt sich der gleiche Process in zahlreichen Fällen leicht beobachten, da ja in den jugendlichen Zellen meist nur Leukoplasten enthalten sind. Im Allgemeinen ist diese Verwandlung mit einer beträchtlichen Grössenzunahme des Chromatophors verbunden.

Auf einer interessanten Metamorphose der Chloroplasten beruht schliesslich noch die abweichende winterliche Färbung vieler perennirender grüner Pflanzentheile. Dieselbe lässt sich namentlich bei den *Coniferen*-Nadeln und den Blättern von *Buxus* schön beobachten, die im Winter an allen den Licht ausgesetzten Theilen verschiedene Farbentöne zwischen ziegelgelb und dunkel carminroth zeigen, im Frühling aber ihre ursprüngliche grüne Farbe wieder annehmen. Ich kann hier auf die physiologische Ursache dieser Erscheinung nicht näher eingehen, bemerke nur, dass dieselbe nach den Untersuchungen von HABERLANDT und WIESNER auf der combinirten Wirkung von Licht und Kälte beruht.

Während man nun früher annahm, dass in den entfärbten Blättern eine

gänzliche Zerstörung der Chloroplasten stattgefunden hätte und dass im Frühjahr eine Neubildung derselben durch Differenzirung aus dem Cytoplasma heraus eintrete, findet nach den neueren Untersuchungen von SCHIMPER (III, 166) ein Verschwinden der Chloroplasten niemals statt; vielmehr konnte derselbe auch in den ziegelroth gefärbten Blättern von *Buxus,* sowie in den untersuchten Coniferenblättern scharf begrenzte Chromatophoren nachweisen. Dieselben hatten allerdings ihren Chlorophyllfarbstoff zum Theil verloren und es waren ausserdem in denselben häufig noch schön carminrothe Tröpfchen sichtbar, die im Frühjahr wieder verschwanden.

Kapitel 10.

Einige weitere Organe des Plasmakörpers.

In diesem Kapitel sollen der Reihe nach einige Organe des Plasmakörpers beschrieben werden, die zwar unter sich sehr verschiedenartig sind, deren Vereinigung in ein Kapitel mir aber bei den sehr lückenhaften Kenntnissen, die wir über die meisten derselben besitzen, am zweckmässigsten erschien.

1. Die Cilien.

Als Cilien, Geisseln oder Wimpern bezeichnet man die fadenförmigen Gebilde, die sich in der Pflanzenwelt nur an den Schwärmsporen und Spermatozoen vorfinden und durch ihre Schwingungen die freie Ortsbewegung derselben bewirken.

Häufig sind die Cilien so zart, dass sie, namentlich wenn sie in lebhafter Bewegung begriffen sind, selbst mit Hilfe der besten Objektive nicht mehr deutlich wahrgenommen werden können. Ihre Beobachtung gelingt in diesen Fällen am besten, wenn man sie mit Jodlösung oder Osmiumsäure zur Ruhe bringt und fixirt. Von KOCH (I) wurde auch zur Beobachtung der Cilien die Mikrophotographie mit Vortheil verwandt.

Bezüglich der Zahl sowie auch der Anheftungsweise der Cilien kommen bei den verschiedenen Pflanzen grosse Verschiedenheiten vor. So ist z. B. bei den Zoosporen von *Vaucheria* die gesammte Körperoberfläche mit Cilien bedeckt; die von *Oedogonium* besitzen an dem farblosen vorderen Ende einen Kranz von Wimpern, während die von *Cladophora* und *Saprolegnia* ebendaselbst nur zwei, die von *Euglena* nur eine Wimper tragen. Die Schwärmsporen von *Achlya,* sowie auch die der *Fucoideen* sind endlich dadurch ausgezeichnet, dass bei ihnen die beiden Wimpern etwas rückwärts von der Spitze angeheftet sind, und dass von denselben stets die eine nach vorn, die andere nach hinten gerichtet ist.

Bei ein und derselben Art ist die Zahl und Anheftungsweise der Cilien meist constant, doch kommen in dieser Beziehung auch zuweilen Abweichungen vor (cf. FALKENBERG I, 194). Häufig zeigen auch systematisch nahestehende Gattungen ein gleiches Verhalten: so sind z. B. die Schwärmer der verwandten Gattungen *Olpidiopsis, Woronina* und *Rozella* nach FISCHER (I, 11) abweichend von allen andern Pilzen dadurch ausgezeichnet, dass bei ihren Schwärmsporen eine kürzere nach vorn schwingende Cilie an der Spitze, eine längere nach hinten gerichtete dagegen seitlich am hinteren Ende entspringt. Auf der anderen Seite schwankt jedoch nach ZOPF (I, 8) bei den Schwärmern der niederen *Mycetozoen* die Zahl der Cilien zwischen 1 und 3, und es sind dieselben auch in der verschiedensten Weise inserirt.

Die Spermatozoen der Algen verhalten sich im Allgemeinen bezüglich der Cilien den Schwärmsporen der betreffenden Species analog (cf. FALKENBERG I, 198); dahingegen besitzen die Spermatozoen von *Vaucheria* nur 2 Cilien, von denen die eine nach vorn, die andere nach hinten gerichtet ist, während die relativ grossen Schwärmsporen dieser Alge, wie bereits bemerkt wurde, auf ihrer ganzen Oberfläche mit Cilien bedeckt sind.

Die Spermatozoen der *Characeen* und ebenso auch die der *Muscineen* besitzen 2 Cilien am vorderen Ende, während die Spermatozoen der Gefässkryptogamen sowohl bezüglich der Zahl als auch der Insertionsweise der Cilien eine grössere Mannigfaltigkeit zeigen. Ich will in dieser Beziehung nur erwähnen, dass die Spermatozoen von *Selaginella* und *Pilularia* ebenfalls 2, die der *Farne* und von *Marsilia* aber eine bedeutend grössere Anzahl von Cilien besitzen, die sämmtlich dem vorderen Ende inserirt sind; die Samenfäden von *Isoetes* tragen endlich an beiden Enden lange Cilien.

In ihrer chemischen Zusammensetzung stimmen die Cilien wohl im Allgemeinen stets mit dem Cytoplasma überein. Am genauesten untersucht wurden in dieser Hinsicht die Cilien verschiedener Spermatozoen von ZACHARIAS (V, 828). Nach den Untersuchungen dieses Autors ist bei diesen die grösste Masse der Cilien löslich in angesäuerter Pepsinlösung, aber unlöslich in 10 $\frac{0}{0}$ Kochsalzlösung und in concentrirter Salzsäure; sie verhalten sich demnach wesentlich anders als die Hauptmasse der Spermatozoen, die nach ZACHARIAS zum grössten Theil aus Nuclein besteht.

Ueber das zum Theil abweichende Verhalten der Cilien der Spaltpilze vergl. ZOPF (III, 14).

Die Vermehrung der Cilien erfolgt, soweit die vorliegenden Untersuchungen ein Urtheil gestatten stets durch Neubildung aus dem Cytoplasma, niemals aber durch Theilung, wie bei dem Zellkern und den Chromatophoren. Die Art der Entstehung wurde neuerdings von FISCH (III, 52 u. 94) bei einigen Flagellaten, bei denen die Cilien beim Beginn der Zelltheilung eingezogen werden, näher verfolgt. Er beobachtete namentlich bei *Codosiga Botrytis*, dass, nachdem die Einschnürung der Zellen an der Spitze begonnen, in jeder Hälfte zunächst ein schmaler langer Kegel entsteht, der dann allmählich zur neuen Cilie anwächst.

Ueber die Entstehung der Cilien bei den Spermatozoen liegen einige neuere Untersuchungen vor, nach denen dieselben ebenfalls aus dem Cytoplasma hervorgehen (cf. GOEBEL I, 421).

Von Interesse ist es noch, dass die Cilien in vielen Fällen eine sehr grosse Empfindlichkeit gegen verschiedene äussere Agentien, namentlich gegen Sauerstoffmangel besitzen; so werden wenigstens nach KLEBS (II, 26) die Cilien der meisten *Euglenen* bei Sauerstoffmangel abgeworfen, bei Sauerstoffzutritt aber von neuem gebildet.

Schliesslich mag noch hervorgehoben werden, dass bei den Schwärmsporen von *Vaucheria* nach den Beobachtungen von SCHMITZ (VI, 4) und STRASBURGER (VI, 88) eine auffällige Beziehung zwischen den Cilien und den Zellkernen besteht, insofern von jedem Zellkerne, die bei *Vaucheria* der äussersten farblosen Schicht der Schwärmsporen eingebettet sind, 2 Cilien ausgehen. Im Uebrigen sind jedoch irgend welche Beziehungen zwischen den Kernen und Cilien nicht bekannt.

2. Der Augenfleck.

Die meisten Schwärmsporen der Algen, namentlich die der *Pandorineen*, *Protococcaceen*, *Confervaceen*, *Ulvaceen*, *Oedogoniaceen*, *Coleochaetaceen* und *Phaeophyceen*, besitzen meist in ihrem vorderen farblosen Ende einen röthlichen oder bräun-

lichen Körper, der in der Literatur allgemein als Augenfleck bezeichnet wird. Derselbe findet sich ausserdem constant bei den grünen Euglenen.

Eine genauere Untersuchung des Augenfleckes wurde bislang nur von KLEBS (II, 30) bei den Euglenen unternommen. Bei diesen liegt der Augenfleck stets an der Wandung der Hauptvacuole und bildet eine mehr oder weniger gekrümmte Scheibe, die häufig unebene Umrisse besitzt, sich aber gegen das Cytoplasma stets scharf abhebt.

Der feinere Bau des Augenfleckes stimmt nach KLEBS mit dem der Chromatophoren überein: er besteht aus einer plasmatischen Grundmasse, der der rothe Farbstoff in Tropfenform eingelagert ist. Dieser Farbstoff, der von COHN als Haematochrom bezeichnet wurde, besitzt eine Anzahl auffallender Farbenreactionen: er färbt sich schwarzblau mit Jod und mit Eisenchlorid, indigblau mit concentrirter Schwefelsäure, himmelblau mit Salpetersäure. Die gleichen Reactionen zeigen jedoch auch wie neuerdings von ROSTAFINSKY (I) hervorgehoben wurde, die in den Sporen verschiedener Algen (*Sphaeroplea* u. a.) und Pilze (vieler *Uredineen*) vorkommenden oelartigen Tropfen, sodann auch verschiedene Chromoplasten (z. B. die in den Antheridien der *Characeen*). Es ist jedoch noch nicht sicher festgestellt, ob die in diesen Gebilden enthaltenen Farbstoffe alle identisch sind. Ebensowenig lässt sich zur Zeit die Frage entscheiden, ob das Haematochrom mit dem Chlorophyll in genetischer Beziehung steht, wie dies meistens angenommen wird.

Die Vermehrung der Augenflecke wurde bisher ebenfalls nur bei den Euglenaceen untersucht, wo dieselben stets auch in den Dauerzellen erhalten bleiben. Die Vermehrung soll hier nach KLEBS stets durch Zweitheilung geschehen. Der Augenfleck verhält sich also auch in dieser Beziehung den Chromatophoren ganz analog, und es dürfte die Vermuthung nahe liegen, dass derselbe einfach als ein metamorphosirter Chloroplast, als Chromoplast, zu betrachten sei. Gegen eine solche Annahme spricht jedoch der Umstand, dass sowohl bei den Schwärmsporen als auch bei den Euglenen ausser dem Augenfleck stets noch normale Chloroplasten in jeder Zelle enthalten sind, zu denen der Augenfleck in keiner genetischen Beziehung zu stehen scheint. Eine sichere Entscheidung dieser Frage wird sich allerdings erst durch eine genaue Untersuchung über die Entstehung des Augenfleckes bei den Algenschwärmsporen gewinnen lassen. Jedenfalls spricht aber die scharfe Sonderung des Augenfleckes von den Chloroplasten dafür, dass derselbe eine andere Function wie diese besitzt, und es schien mir desshalb auch geboten, denselben von den Chromatophoren ganz zu trennen.

Mit Rücksicht auf die Function verdient es Beachtung, dass sich ein Augenfleck nur in frei beweglichen Zellen findet. Von Interesse ist auch die von KLEBS (II, 31) constatirte Thatsache, dass der Augenfleck bei manchen Euglenen eine grosse Empfindlichkeit gegen mechanischen Druck und gegen die Einwirkung gewisser Alkaloide, wie Strychnin, besitzt. Ob jedoch der Augenfleck als ein bei der Lichtempfindung wesentlich mitwirkendes Organ aufzufassen sei, wie dies auch neuerdings wieder von KLEBS angenommen wird, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

3. Die irisirenden Plasmaplatten verschiedener Meeresalgen.

Eigenthümlich irisirende Platten finden sich nach den Untersuchungen von BERTHOLD (V, 485) in den oberflächlichen Zellen einiger Meeresalgen, die in Folge dessen im lebenden Zustande in den verschiedenartigsten Farben schimmern.

Für das Gedeihen der betreffenden Pflanzen sind sie jedoch höchst wahrscheinlich dadurch von Bedeutung, dass sie die hinter ihnen gelegenen Chromatophoren vor zu intensiver Beleuchtung schützen. So hat denn auch BERTHOLD die Plasmaplatten von *Chylocladia claviformis* in diffusem Lichte schon nach wenigen Tagen verschwinden sehen, während sie bei intensiverer Beleuchtung sich von neuem bildeten.

Die Plasmaplatten der genannten Alge, die von BERTHOLD am genausten untersucht wurden, bestehen aus einer stark lichtbrechenden Masse, der kleine Körnchen von etwas verschiedener Grösse eingebettet sind. In der Profilansicht lassen sie ferner eine Streifung erkennen, die der Flächenausdehnung der Platten parallel läuft und somit auf einen Aufbau derselben aus verschiedenen Lamellen hinweist. Gegen das Cytoplasma sind die Plasmaplatten stets scharf abgegrenzt; sie liegen bei beleuchteten Exemplaren stets den freien Aussenwänden der Zellen an.

Ueber die chemische Zusammensetzung der Lamellen und Körnchen lassen sich keine genaueren Angaben machen, doch ist es nach den von BERTHOLD ausgeführten Reactionen höchst wahrscheinlich, dass sie beide mindestens zum grössten Theile aus proteinartigen Stoffen bestehen.

Aehnlich verhält sich nach BERTHOLD (V, 699) auch *Cystosira ericoides* u. a. spec., nur sind die Plasmaplatten hier kleiner und stets in Mehrzahl in jeder Zelle enthalten; sie liegen jedoch ebenfalls stets der Aussenwand derselben an.

Ueber die optische Wirkungsweise der Plasmaplatten lassen sich nach den in dieser Hinsicht vorliegenden sehr lückenhaften Untersuchungen keine genaueren Angaben machen, nur soviel scheint sicher gestellt, dass Fluorescenz nicht die Ursache des optischen Effektes der Plasmaplatten ist.

4. Die Bakteroiden der Leguminosenknöllchen.

In den Zellen der an den meisten Leguminosenwurzeln auftretenden Knöllchen waren schon von verschiedenen Autoren verschiedenartig gestaltete Körper beobachtet, aber allgemein für Pilze gehalten. Von BRUNCHORST (I), wurde nun aber neuerdings sehr wahrscheinlich gemacht, dass diese Gebilde als normale Bestandtheile der Knöllchenzellen und als die eigentlich functionirenden Organe der Knöllchen anzusehen seien. Wegen ihrer Aehnlichkeit mit Bakterien hat BRUNCHORST für dieselben die Bezeichnung Bakteroiden vorgeschlagen.

Die Bakteroiden sind nun bei den verschiedenen Pflanzen verschiedenartig geformt: sie sind bald rundlich, bald stabförmig, bald auch nach Art eines Y verzweigt. Die Wurzelknöllchen ein und derselben Species enthalten jedoch stets gleichgestaltete Bakteroiden, abgesehen davon, dass dieselben im Laufe ihrer Entwickelung gewisse Gestaltsveränderungen, namentlich eine beträchtliche Grössenzunahme, erleiden können.

Die Bakteroiden bestehen aus Proteinstoffen und verhalten sich gegen Tinctionsmittel ganz wie Bakterien.

Ihre Function ist noch nicht sicher festgestellt; nach den Erörterungen von BRUNCHORST ist es jedoch am wahrscheinlichsten, dass sie durch fermentartige Zersetzung organischer Stickstoffverbindungen die Verarbeitung derselben zu Eiweissstoffen ermöglichen.

5. Die Wimperkörper der Characeen.

Im Anschluss an die Bakteroiden mögen an dieser Stelle auch die sog. Wimperkörper der Characeen kurz besprochen werden, die man leicht be-

obachten kann, wenn man z. B. eine Internodialzelle von *Nitella flexilis* durchschneidet und den Inhalt auspresst. Man findet dann in diesem neben dem Zellkern stets die kugelrunden Wimperkörperchen, die sich dadurch, dass sie an ihrer ganzen Oberfläche mit zarten Wimpern bedeckt sind, leicht von den Zellkernen unterscheiden lassen, während sie sich gegen Tinctionsmittel ganz ähnlich wie diese verhalten.

Obwohl nun die Wimperkörperchen schon 1849 von Göppert und Cohn (I, 686) untersucht wurden, ist die Natur derselben auch jetzt noch vollkommen zweifelhaft. So wurden dieselben noch vor Kurzem von Schmitz für parasitäre Organismen erklärt, während Berthold (IV, 59) sie einfach für Ausscheidungen aus dem Zellsaft anspricht. Leider geben beide Autoren nicht an, auf welche Beobachtungen sie ihre Ansicht stützen. Da mir eingehendere Untersuchungen über die Wimperkörperchen zur Zeit nicht möglich waren, muss ich mich hier auf einige kurze Angaben über dieselben beschränken.

Zunächst verdient hervorgehoben zu werden, dass es mit den verschiedenartigsten Tinctionsmitteln nicht gelang, irgend welche Differenzirungen an den Wimperkörperchen zu beobachten; dieselben sind ferner von sehr verschiedener Grösse und zwar finden sich im Allgemeinen in den ältesten Zellen auch die grössten Wimperkörperchen, doch kommen auch in ein und derselben Zelle sehr bedeutende Schwankungen in der Grösse vor. Sie sind unlöslich in kochender Kalilauge und Salpetersäure, werden dagegen von conc. Schwefelsäure gelöst, mit Jod und Schwefelsäure, sowie mit Chlorzinkjod zeigen sie unter keinem Umstande Blaufärbung, gegen das polarisirte Licht verhalten sie sich gänzlich indifferent.

Schliesslich will ich in diesem Kapitel noch nachträglich hervorheben, dass Berthold (V, 702 und IV, 59) neuerdings in den Zellen einiger Thallophyten *(Bryopsis, Vaucheria, Saprolegnia)* fädige, häufig mit torulösen Auftreibungen versehene Gebilde beobachtet hat, die stets im plasmatischen Wandbeleg derselben enthalten sind und in der lebenden Zelle Bewegungen und Gestaltsveränderungen zeigen. Sie bestehen aus Proteinstoffen, werden von Wasser sofort desorganisirt, lassen sich aber mit Osmiumsäure, Jod und Sublimat fixiren. Auch in den Haarzellen einiger Phanerogamen fand Berthold ähnliche Gebilde, meist jedoch nur jene kugelförmigen Körper, die im Obigen bereits als Mikrosomen (cf. pag. 504) bezeichnet wurden. Berthold hält diese Gebilde für Analoga der von Flemming in thierischen Zellen nachgewiesenen fadenförmigen Differenzierungen (cf. pag. 505).

Kapitel 11.

Die Proteinkörner und Proteinkrystalloide.

1. Die Proteinkörner.

Die Proteinkörner oder Aleuronkörner (Kebermehl nach Th. Hartig) sind im Samen sämmtlicher Phanerogamen enthalten und bilden in diesen den bei weitem grössten Theil des stickstoffhaltigen Reservemateriales. Ob differenzirte Proteinkörner auch in anderen Reservestoffbehältern eine allgemeine Verbreitung besitzen, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht mit genügender Sicherheit entscheiden (cf. Th. Hartig I, 120).

Die Entdeckung der Proteinkörner verdanken wir Th. Hartig, der dieselben im Jahre 1855 zuerst beschrieben hat. Da sie zum Theil in Wasser löslich sind, beobachtete dieser Autor die Proteinkörner namentlich in Oel oder concentrirtem

Glycerin. Zweckmässiger ist es jedoch in den meisten Fällen die Proteinkörner vor der Beobachtung zu fixiren, was sehr vortheilhaft durch ca. 2% alkoholische Sublimatlösung geschehen kann, die zuerst von PFEFFER (II) zu diesem Zwecke angewandt wurde. Dasselbe lässt sich auch sehr gut durch eine concentrirte Lösung von Pikrinsäure in absolutem Alkohol erreichen, nur werden durch diese die Globoide (s. u.) gelöst. Die mit Pikrinsäure fixirten und gelb gefärbten Proteinkörner lassen sich direct in Canadabalsam conserviren.

Die Proteinkörner erscheinen meist als farblose, mehr oder weniger rundliche Körper, die ungefähr gleiche Lichtbrechung wie Stärkekörner besitzen. Nur in wenigen Fällen sind die Proteinkörner gefärbt; so beschreibt schon HARTIG (I, 109) gelbe, braune, grüne, rosenrothe und blaue Proteinkörner (cf. ferner TRECUL I, 254 und PFEFFER II, 486).

Die Grösse der Proteinkörner ist bei den verschiedenen Pflanzen eine sehr verschiedene; doch sind im Allgemeinen in den stärkeführenden Samen kleinere Proteinkörner enthalten, als in den ölhaltigen. Uebrigens zeigen auch in ein und derselben Zelle die Proteinkörner nicht unerhebliche Grössenunterschiede. Bei einer Anzahl von Pflanzen, wie *Vitis*, *Bertholletia* etc., findet man auch, dass in jeder Zelle ein Proteinkorn enthalten ist, das sich von den übrigen durch viel bedeutendere Grösse unterscheidet (cf. Fig. 16, IV, 3). Dasselbe wurde von Th. HARTIG als Solitär bezeichnet; wie wir noch näher sehen werden, verhalten sich diese Solitäre bei manchen Pflanzen auch bezüglich der in ihnen enthaltenen Einschlüsse abweichend von den übrigen Proteinkörnern.

Ganz eigenartig verhalten sich in dieser Beziehung nach den Untersuchungen von BECK (I, 563) die Samen verschiedener Leguminosen (*Vicia, Faba, Pisum* etc.); dieselben besitzen nämlich am Stiele der Cotyledonen einen grünlich gefärbten Fleck (Aleuronfleck nach BECK), in dem die Epidermiszellen häufig fast ganz von einem einzigen grüngefärbten Proteinkorne erfüllt sein sollen.

Eine genauere Prüfung der Proteinkörner zeigt nun, dass dieselben keineswegs in ihrer ganzen Masse aus einer homogenen Substanz bestehen, dass der Grundmasse derselben vielmehr verschiedenartige Einschlüsse eingebettet sind; diese können sogar in vielen Fällen den bei weitem grössten Theil des Proteinkornes ausmachen. Der äusseren Erscheinung und auch der stofflichen Zusammensetzung nach lassen sich drei verschiedene Arten von Einschlüssen unterscheiden: Proteinkrystalloide, amorphe Globoide und echte Krystalle. Bevor wir jedoch auf diese Körper näher eingehen, wollen wir zunächst die chemischen und morphologischen Eigenschaften der die Einschlüsse umgebenden Grundmasse der Proteinkörner (Hüllmasse nach PFEFFER II) kurz besprechen.

1. Die Grundmasse.

Von PFEFFER (II, 434) wurde zuerst der exacte Nachweis geliefert, dass jedenfalls die grösste Menge der Grundmasse der Proteinkörner durch Proteinstoffe gebildet wird und dass namentlich fettartige, in Alkohol und Aether lösliche Verbindungen in den Proteinkörnern gänzlich fehlen.

Zwischen den verschiedenen Pflanzen bestehen jedoch insofern gewisse Abweichungen, als die Grundmasse bei manchen in Wasser vollkommen löslich ist (*Paeonia, Ricinus*), bei anderen nur zum Theil (*Tropaeolum majus, Pinus pinea*); bei wieder anderen ist die Grundmasse des Proteinkornes ganz unlöslich in Wasser, wie z. B. bei *Elaeis* (cf. PFEFFER II, 447 u. 452).

Nach neueren Untersuchungen von VINES (I—III) verhält sich die Grundmasse der Proteinkörner auch noch gegen andere Reagentien verschieden bei

verschiedenen Pflanzen. So ist dieselbe bei manchen Proteinkörnern, die in Wasser unlöslich sind, vollständig löslich in 10 % Natriumchloridlösung *(Lupinus hirsutus)*, bei anderen ist sie dagegen in dem genannten Reagens nur zum Theil löslich. Unter den letzteren sind dann wieder solche, bei denen die Grundmasse in 1 % Sodalösung löslich ist *(Pulmonaria mollis)*, bei anderen ist sie dagegen nur in verdünnter Kalilauge löslich *(Anchusa officinalis)*.

In allen Fällen lässt sich aber die Grundmasse der Proteinkörner durch zum mindesten 12-stündige Behandlung mit sublimathaltigem Alkohol in Wasser unlöslich machen. Das Gleiche lässt sich nach PFEFFER (II, 431) auch durch Eintragen der Proteinkörner in Alkohol, der eine Spur Schwefelsäure enthält, bewirken. Der genannte Autor schliesst hieraus, dass die Löslichkeit der Grundmasse in Wasser durch die Anwesenheit eines Kaliphosphates in denselben hervorgebracht werden soll, das durch die Schwefelsäure zersetzt und unwirksam gemacht wird.

Die Grundmasse der Proteinkörner bleibt jedoch auch nach der Behandlung mit Sublimat noch leicht löslich in verdünnter Kalilauge; diese Fähigkeit verliert sie aber, wenn die Proteinkörner nach der Fixirung mit Sublimat in Wasser gekocht werden.

Ausser den Proteinstoffen scheinen nach den Untersuchungen PFEFFER's (II, 441) in den Proteinkörnern einiger Pflanzen noch geringe Mengen anderer Substanzen enthalten zu sein, die auch nach der Behandlung mit sublimathaltigem Alkohol in Wasser löslich sind. Ueber die chemische Beschaffenheit dieser Stoffe lässt sich jedoch nichts Sicheres angeben.

Von Interesse ist es, dass die Proteinkörner von *Paeonia*, bei denen namentlich in den mittleren Schichten des Endosperms die Grundmasse den bei weiten grössten Theil der Proteinkörner ausmacht, unter Umständen auch Schichtung zeigen können. PFEFFER (II, 499) beobachtete dieselbe namentlich als er Proteinkörner der genannten Pflanzen nach ca. 6-stündiger Digestion mit schwefelsäurehaltigem Alkohol in Wasser brachte. Nach den Untersuchungen von PFEFFER wird diese Schichtung durch das Vorhandensein von 2 verschieden leicht löslichen Proteinstoffen im Korn hervorgebracht.

Nach aussen sowohl als auch gegen die Einschlüsse ist die Grundmasse der Proteinkörner durch ein zartes Häutchen abgegrenzt, das sich durch seine Unlöslichkeit in verdünnten Alkalien und Säuren von der übrigen Substanz des Proteinkornes unterscheidet, wie aber bereits von PFEFFER (II, 449) nachgewiesen wurde, ebenfalls aus eiweissartigen Stoffen besteht. Man kann dasselbe am besten beobachten, wenn man die Grundmasse oder die Einschlüsse durch Zusatz von sehr verdünnter Kalilauge, Essigsäure oder Salzsäure ganz allmählich auflöst.

2. Die Krystalloide.

Die Krystalloide besitzen in den unveränderten Proteinkörnern, die man z. B. in Oel beobachtet, denselben Brechungsindex wie die Grundmasse derselben und heben sich in Folge dessen gar nicht gegen diese ab. Nach der Quellung der Proteinkörner in Wasser treten die Krystalloide aber stets deutlich hervor, da die Grundmasse in Folge stärkerer Wasseraufnahme weit mehr an Dichtigkeit verliert.

Die Krystalloide bestehen, wie leicht durch die bekannten mikrochemischen Reactionen nachgewiesen werden kann, aus Eiweissstoffen; sie sind in Wasser stets unlöslich, werden aber wie die Grundmasse der Proteinkörner von sehr verdünnter Kalilauge leicht gelöst.

Es sind nun übrigens keineswegs in den Proteinkörnern aller Samen Proteinkrystalloide anzutreffen; immerhin sind doch schon eine ganze Anzahl von Pflanzen bekannt, deren Samen krystalloidhaltige Proteinkörner besitzen (cf. PFEFFER II, 489); es verhalten sich in dieser Beziehung oft ganze Familien gleichartig, so sind z. B. alle untersuchten *Coniferen, Euphorbiaceen* und *Cucurbitaceen* durch den Besitz von Proteinkrystalloiden ausgezeichnet. Häufig verhalten sich aber auch systematisch sehr nahe stehende Species in dieser Hinsicht verschieden.

Meist ist nur ein einziges Krystalloid in einem Proteinkorn vorhanden, doch kommen hiervon Ausnahmen vor, so bei *Ricinus*, wo sehr häufig 2 oder 3 Krystalloide in einem Proteinkorn enthalten sind (cf. Fig. 16, I). Sehr zahlreiche Krystalloide finden sich häufig in den Proteinkörnern von *Elaeis*.

Auf die krystallographischen und physikalischen Eigenschaften der Proteinkrystalloide werde ich am Ende dieses Kapitels zu sprechen kommen.

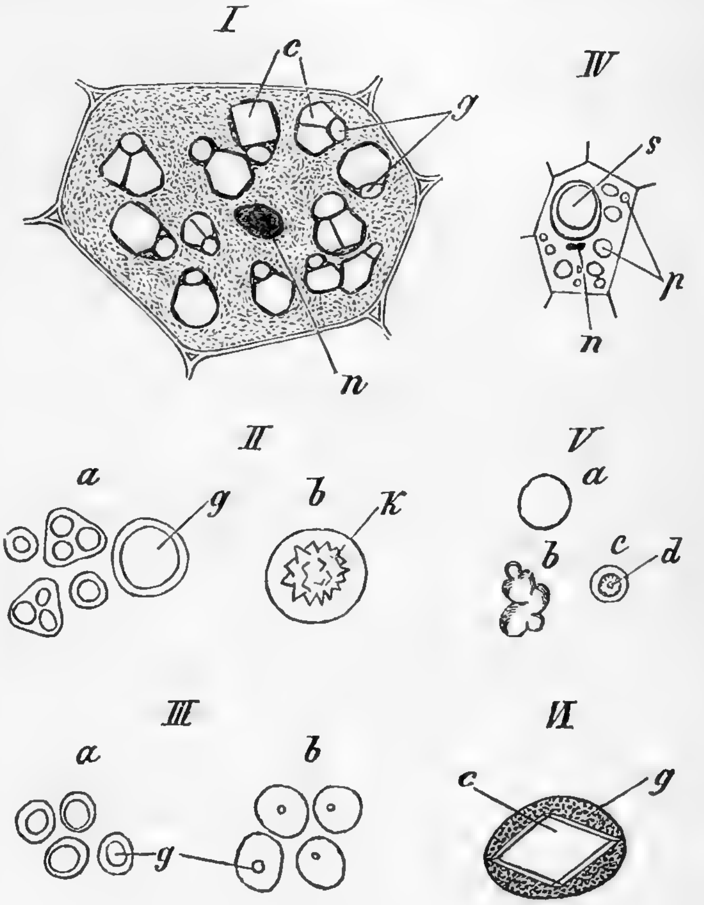


Fig. 16. (B. 552.)

I Endospermzelle von *Ricinus communis*; *c* Krystalloide, *g* Globoide, *n* Zellkern (530). II Proteinkörner von *Silybum marianum*; *a* mit Globoiden (*g*), *b* mit Krystalldruse (*k*) (530). III Proteinkörner von *Paeonia*; *a* aus den äusseren, *b* aus den inneren Schichten, *g* Globoide (530). IV Zelle aus dem Samen von *Vitis vinifera*; *s* Solitär mit Globoid, *p* gewöhnliche Proteinkörner (250). V Globoide aus Proteinkörnern von *Vitis*; *c* mit einer Krystalldruse (*d*) im Innern (250). VI Solitär von *Elaeis guineensis*; *g* Globoide, *c* Krystalloid (250).

3. Die Globoide.

Die Globoide haben bei der Beobachtung in Oel das Aussehen von Vacuolen, weil sie einen geringeren Brechungsindex wie dieses besitzen. Sie lassen sich am besten beobachten, wenn man an entfetteten Präparaten mit sehr verdünnter Kalilauge die Grundmasse des Proteinkornes und eventuell auch die in diesem enthaltenen Krystalloide in Lösung bringt. Es bleiben dann in dem früher von dem Proteinkorn eingenommenen Raume nur die Globoide und Krystalle zurück. Zur Unterscheidung dieser kann verdünnte Essigsäure[1]) mit Vortheil angewendet werden, von der die Globoide leicht gelöst werden, während die alsbald näher zu besprechenden Krystalle in Essigsäure unlöslich sind.

Zu demselben Zwecke kann auch die Untersuchung im polarisirten Lichte dienen, da die amorphen Globoide optisch isotrop sind, die Krystalle aber bei gekreutzten Nicols im Polarisationsmikroskop hell aufleuchten, wie man dies

---

[1]) Es mag an dieser Stelle hervorgehoben werden, dass zur schnellen Lösung der Globoide nur verdünnte (etwa 1 %) Essigsäure dienen kann, da dieselben in concentrirter Essigsäure bedeutend schwerer löslich sind.

z. B. an den grossen Globoiden und Krystallen aus dem Samen von *Vitis vinifera* leicht beobachten kann.

Die Gestalt der Globoide weicht im Allgemeinen nur wenig von der Kugelform ab (cf. Fig. 16, I—III). Bei manchen Pflanzen finden sich jedoch auch sehr mannigfaltig gestaltete Globoide; so zeigen z. B. die von *Bertholletia excelsa* und *Vitis vinifera* (cf. Fig. 16, V, b) häufig biscuitförmige und traubenförmige Gestalten.

Die Grösse der Globoide schwankt zwischen sehr weiten Grenzen. Die grössten Globoide finden sich bei *Vitis vinifera,* wo ihr Durchmesser nach Messungen von Pfeffer (II, 465) 10 μ betragen kann. In anderen Fällen sind sie wieder von unmessbarer Kleinheit, so ist z. B. bei *Elaeis* in der gesammten Grundmasse des Proteinkornes eine grosse Menge winziger Globoide vertheilt (cf. Fig. 16, VI). Dieselben sind hier so klein, dass sie nach Auflösung der Proteinmasse mit verdünnter Kalilauge zum Theil sehr lebhafte Molecularbewegung zeigen. Uebrigens können auch in ein und demselben Samen die Globoide ganz beträchtliche Grössenunterschiede zeigen; so finden sich z. B. im Endosperm von *Paeonia* in den in den äusseren Zellenschichten enthaltenen Proteinkörnern stets sehr grosse Globoide (cf. Fig. 16, III a), während die Globoide in den inneren Schichten stets nur sehr geringe Dimensionen besitzen (Fig. III b).

Die Verbreitung der Globoide ist eine sehr grosse und wenn sie auch nicht in allen Proteinkörnern enthalten sind, so sollen sie doch nach den Untersuchungen von Pfeffer in keinem Samen ganz fehlen. Die Krystalloide führenden Proteinkörner enthalten fast ausnahmslos Globoide; nur bei *Aethusa cynapium* kommen auch Krystalloide und Krystalle in ein und demselben Proteinkorne vor.

Interessant sind noch die grossen Globoide von *Vitis vinifera,* die häufig in ihrem Innern Krystalldrusen enthalten (cf. Fig. 16, V, c).

Die chemische Zusammensetzung der Globoide wurde zuerst von Pfeffer (II, 472 ff.) festgestellt; nach den Untersuchungen dieses Autors bestehen dieselben aus dem Calcium- und Magnesiumsalz einer gepaarten Phosphorsäure mit organischem Paarling.

Die Gegenwart von organischer Substanz in den Globoiden folgt zunächst aus der Thatsache, dass isolirte Globoide beim Glühen auf dem Deckglas sich stark schwärzen. Der nach starkem Glühen schliesslich ganz weiss werdende Rückstand ist unlöslich in Wasser, löst sich aber wie das unversehrte Globoid leicht und ohne Aufbrausen in verdünnten Säuren. Ferner hat Pfeffer (II, 476) die Verwandlung dieses amorphen Rückstandes in die charakteristischen Krystalle von phosphorsaurer Ammonmagnesia nach Zusatz von ammoniakalischer Chlorammoniumlösung beobachtet; hieraus folgt gleichzeitig die Anwesenheit von Phosphorsäure und Magnesia in den Globoiden. Calcium wurde von Pfeffer durch Zusatz einer ammoniakalischen Chlorammonium-Lösung und oxalsaurem Ammonium zu den unveränderten Globoiden nachgewiesen, das die ganz allmähliche Bildung von Calciumoxalat-Krystallen bewirkte.

4. Krystalle.

Echte Krystalle besitzen in den Proteinkörnern eine bedeutend geringere Verbreitung als die Globoide. Sie sind jedoch immerhin noch ziemlich häufig anzutreffen und zwar meist nur in solchen Proteinkörnern, die keine weiteren Einschlüsse enthalten. Auch sind nur ausnahmsweise (z. B. bei *Lupinus luteus* nach Pfeffer II, 467) in ein und derselben Zelle Krystalle und Globoide führende Proteinkörner anzutreffen.

Die Beobachtung der Krystalle gelingt am sichersten in der Weise, dass man zunächst mit sehr verdünnter Kalilauge die Proteinsubstanzen in Lösung bringt und dann durch verdünnte Essigsäure das Globoid auflöst.

Die Krystalle erscheinen meist in Form von Drusen, doch kommen auch nicht selten nadelförmige Krystalle vor, ausnahmsweise auch wohl ausgebildete Prismen oder klinorhombische Tafeln. Bei manchen Pflanzen zeigt der Solitär abweichende Gestalt, so bei *Silybum marianum*, wo sich im Solitär eine grosseKrystalldruse befindet, während die anderen Proteinkörner nadelförmige Krystalle enthalten. Ebenso findet man bei *Lupinus luteus* nur in dem Solitär eine wohlausgebildete rhombische Tafel, während die übrigen Proteinkörner kleine Globoide einschliessen.

Wie namentlich von Pfeffer nachgewiesen wurde, bestehen die Krystalle stets aus Calciumoxalat; auf die zu diesem Nachweis dienenden mikrochemischen Reactionen werden wir alsbald zu sprechen kommen. Bemerken will ich nur noch, dass die Calciumoxalatdrusen in den meisten Fällen einen aus Proteinstoffen bestehenden Kern enthalten, der nach Pfeffer (II, 471) durch Auflösen der Drusen in verdünnter Salzsäure, die etwas Jod aufgelöst enthält, nachgewiesen werden kann.

Entstehung und Auflösung der Proteinkörner.

Die Bildung der Proteinkörner, die ebenfalls von Pfeffer (II, 507) genauer untersucht wurde, beginnt erst zu einer Zeit, wo der Samen bereits seine definitive Grösse erreicht hat: es kann dieselbe auch vor sich gehen, wenn unreife Samen vor der Bildung der Proteinkörner von der Mutterpflanze abgetrennt werden. Die Einschlüsse werden sämmtlich vor der Bildung der Proteinkörner angelegt und erst beim Eintrocknen des Samens scheidet sich die Hüllmasse um diese herum aus. Von Interesse ist es, dass Entstehung und Wachsthum der Krystalloide gleichzeitig erfolgt. Nach Pfeffer hat dies darin seinen Grund, »dass mit der Beseitigung der Kaliphosphate die Proteinstoffe in Wasser unlöslich werden und nun zum Wachsthum der Krystalle verwandt werden können, während das entstehende Erdsalz der gepaarten Phosphorsäure zur Vergrösserung der Globoide dient.«

Die Auflösung der einzelnen Theile des Proteinkornes bei der Keimung geschieht mit sehr verschiedener Geschwindigkeit (cf. Pfeffer II, 529). Die Hüllmasse geht nämlich schon bei der Quellung der Samen im Plasmakörper derselben auf, während die Lösung der Krystalloide etwas langsamer erfolgt, aber doch schon vollendet ist, bevor die Samenlappen aus dem Endosperme hervorbrechen. Die Lösung der Globoide ist dagegen erst beendet, wenn der betreffende Keimling bereits einige Laubblätter entwickelt hat, während die krystallinischen Einschlüsse von oxalsaurem Kalk stets ungelöst bleiben.

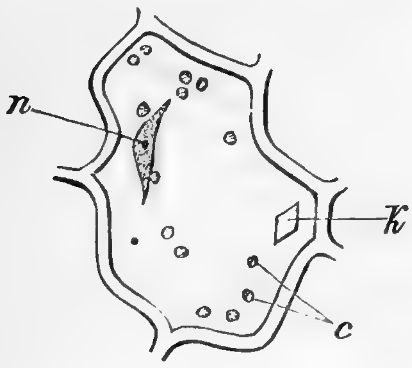
2. Die Proteinkrystalloide.

Ausser den bereits früher erwähnten Fällen, wo sich Proteinkrystalloide in besonders differenzirten Organen des Plasmakörpers befinden (im Zellkern cf. pag. 525, in den Chromatophoren pag. 557, in den Proteinkörnern pag. 570), ist nur noch eine geringe Anzahl von Fällen bekannt, wo dieselben direkt dem Cytoplasma eingebettet sind, zum Theil sogar im Zellsaft enthalten sein sollen.

So wurden zuerst von Bailey in den Knollen von *Solanum tuberosum* würfelförmige Körper aufgefunden, von denen Cohn (II) mit Hilfe der bekannten Proteinreactionen nachwies, dass sie aus Eiweissstoffen bestehen. Sie finden sich hier namentlich in den unter den peripherischen Korkschichten gelegenen Zellen, wo sie meist in Form von sehr regelmässigen Hexaëdern auftreten. Ausserdem wurden sie später von Sorauer (I) auch in den jungen Trieben der Kartoffel-

knollen beobachtet, und zwar sollen bei diesen namentlich in den Köpfchenzellen der schnell vergänglichen Drüsenhaare ein schön ausgebildetes Krystalloid enthalten sein.

Sodann hat G. KRAUS (I) in der Epidermis der Blätter von *Polypodium irroides* meist octaëderähnliche Körper aufgefunden, die in allen wesentlichen Reactionen mit den erwähnten Proteinkrystalloiden übereinstimmen (cf. Fig. 17, K). Ueber ihre physiologische Bedeutung fehlt es gänzlich an Anhaltspunkten.



(B. 553.) Fig. 17.
Epidermiszelle der Blattunterseite von *Polypodium irroides*. *K* Proteinkrystalloid, *n* Zellkern, *c* Chloroplasten (250).

Dasselbe gilt von den neuerdings von WARMING (cf. JUST, Jahresber. f. 1877, pag. 308) im Embryosack verschiedener *Cycadeen* beschriebenen meist spindelförmigen Gebilden, die jedoch höchst wahrscheinlich ebenfalls als Proteinkrystalloide anzusehen sind.

Proteinkrystalloide sind ferner noch nach den Untersuchungen von F. VON HÖHNEL (I, 589) in den Schleimschläuchen der primären Rinde von *Abies pectinata* und *Nordmanniana* enthalten[1]).

Endlich fehlen dieselben aber auch bei den *Thallophyten* nicht. So hat KLEIN (II), in zahlreichen Meeresalgen Proteinkrystalloide nachgewiesen und zwar namentlich bei Florideen, doch ausserdem auch bei einigen grünen Meeresalgen. Die Krystalloide sind bei diesen Algen nach den Angaben von BERTHOLD (IV, 57) stets im Zellsaft enthalten.

Nicht in diese Kategorie gehören dagegen wohl die erst in den abgetödteten Zellen vieler Florideen durch Reagentienwirkung hervorgerufenen sogenannten Rhodosperminkrystalloide (cf. darüber KLEIN II.).

Bei Pilzen wurden Proteinkrystalloide ebenfalls zuerst von KLEIN (III, 337) aufgefunden und zwar in den Stielzellen der Sporangien von *Pilobolus*. Später hat dann VAN TIEGHEM (I, 24) nachgewiesen, dass Krystalloide aus eiweissartiger Substanz in den Sporangienstielen fast aller Mucorineen anzutreffen sind und dass sie bei diesen auch in den die Zygospore tragenden Schläuchen vorkommen. Ausser dem fand VAN TIEGHEM (I, 32) Proteinkrystalloide nur noch bei einem auf *Mucor* schmarotzenden Ascomyceten, den derselbe als *Dimargaris crystalligena* bezeichnet.

Da die Krystalloide bei den Pilzen wie für *Pilobolus* schon von KLEIN nachgewiesen und für die übrigen von VAN TIEGHEM bestätigt wurde, auch nach der vollständigen Reife der Sporen noch erhalten bleiben, von diesen also jedenfalls niemals aufgenommen werden, so können sie offenbar nicht dieselbe Function wie die Krystalloide der Proteinkörner besitzen; es scheint vielmehr geboten, so lange nicht eine andere Bedeutung derselben nachgewiesen ist, sie mit VAN TIEGHEM einfach als Sekrete zu betrachten. Anders scheinen sich jedoch die Proteinkrystalloide der Algen zu verhalten; wenigstens beobachtete KLEIN (II, 28) bei *Acetabularia* eine Auflösung derselben zur Zeit der Sporenreife.

---

[1]) Erwähnt werden mögen an dieser Stelle auch die von MOLISCH (I) als Proteinkörper bezeichneten theils spindelförmigen, theils auch ringförmigen Gebilde, die dieser Autor in der Epidermis verschiedener *Epiphyllum* spec. aufgefunden hat. Ihre chemische Zusammensetzung lässt sich leider nach den von MOLISCH angeführten Reactionen nicht bestimmen; doch ist aus ihrer Löslichkeit in absolutem Alkohol und Aether zu schliessen, dass sie nicht aus Proteinstoffen bestehen.

Erwähnen will ich noch, dass VAN TIEGHEM die Substanz der Krystalloide der Pilze als Mucorin bezeichnet, ohne jedoch irgend welche genaueren Angaben über die speciellen Eigenschaften des Mucorins machen zu können.

Physikalische Eigenschaften der Proteinkrystalloide.

In ihren physikalischen Eigenschaften stimmen die Proteinkrystalloide in vieler Beziehung mit den echten Krystallen vollkommen überein und sind auch häufig mit der grösstmöglichen Regelmässigkeit ausgebildet; sie unterscheiden sich von diesen aber namentlich durch ihre Quellungsfähigkeit und durch die nicht vollkommene Constanz der an ihnen auftretenden Winkel. Diese Unterschiede scheinen mir denn auch wichtig genug, um die von NAEGELI eingeführte Bezeichnung derselben als Krystalloide zu rechtfertigen; ich will jedoch bemerken, dass namentlich in der neuesten Zeit verschiedene Autoren die Proteinkrystalloide wieder als Eiweisskrystalle bezeichnen.

Was nun zunächst die Gestalt und krystallographischen Eigenschaften der Proteinkrystalloide anlangt, so wurde bereits bemerkt, dass die be echten Krystallen unter gleichen äusseren Bedingungen bekanntlich stets constanten Winkel bei den Krystalloiden häufig eine gewisse Inconstanz zeigen. Zuerst wurde diese Thatsache von NAEGELI (VI) nachgewiesen, ebenso hat dann auch SCHIMPER (VI, 135) bei den Krystalloiden aus dem Samen von *Musa Hillii* Winkelschwankungen, die jedenfalls ausserhalb der Grenzen der Beobachtungsfehler lagen, constatirt. Immerhin betragen diese Schwankungen doch stets nur wenige Grade, und es stimmen die Krystalloide im Uebrigen mit den echten Krystallen der Form nach vollkommen überein.

Bei einigen Krystalloiden ist es sogar möglich gewesen, das Krystallsystem, dem sie einzuordnen wären, festzustellen; bei den meisten sind allerdings wegen ihrer Kleinheit und unregelmässigen Ausbildung genauere Bestimmungen noch nicht gelungen.

Genauer bekannt sind bis jetzt namentlich durch die Untersuchungen von SCHIMPER (VI) reguläre und hexagonale Formen.

Dem regulären Krystallsystem gehören einerseits die Krystalloide aus verschiedenen Proteinkörnern (*Ricinus*, *Viola* etc.), andererseits diejenigen der Kartoffelknollen an, und zwar sind bei beiden auch tetraëdrisch-hemiëdrische Formen beobachtet. Die Krystalloide der Kartoffelknollen besitzen jedoch am häufigsten Würfelgestalt, nur ausnahmsweise finden sich an ihnen Octaëderflächen oder die Flächen eines Tetraëders. Die in den Proteinkörnern enthaltenen Krystalloide besitzen dagegen meist Octaëderform, häufig abgestumpft durch Hexaëderflächen, doch sollen nach SCHIMPER bei *Ricinus* häufig auch Tetraëderflächen auftreten.

Unter den hexagonalen Krystalloiden unterscheidet SCHIMPER drei verschiedene Arten, die jedoch sämmtlich der rhomboëdrischen Hemiëdrie angehören.

Zu den Krystalloiden der ersten Art gehören die aus dem Samen von *Bertholletia* und zahlreichen anderen Pflanzen; bei ihnen findet sich namentlich ein Rhomboëder sehr häufig, bei dem der spitze Winkel der Flächen nahezu 60° (60,5° nach SCHIMPER) beträgt. Häufig ist dieses Rhomboëder auch mit der Basis combinirt, solche Krystalloide können dem regulären Octaëder sehr ähnlich werden. Endlich findet sich bei den Krystalloiden dieser Art auch ein zweites Rhomboëder, das dem regulären Hexaëder vollkommen gleicht. Die Krystalloide dieser Art sind optisch positiv, doch ist die Doppelbrechung derselben verhältnissmässig sehr schwach.

Zu den Krystalloiden der zweiten Art rechnet SCHIMPER die aus dem Samen von *Musa Hillii;* bei diesen ist namentlich die Combination des Rhomboëders mit der Basis sehr häufig. Dieselben sind ebenfalls optisch positiv.

Optisch negativ sind dagegen die Proteinkrystalloide aus dem Samen von *Sparganium ramosum,* die sonst den Krystalloiden der ersten Art vollkommen gleichen.

Die übrigen Proteinkrystalloide sind in krystallographischer Hinsicht noch nicht mit der genügenden Sorgfalt erforscht; wahrscheinlich ist es jedoch nach den vorliegenden Untersuchungen, dass dieselben zum grössten Theile dem regulären, zum Theil aber auch dem rhombischen Krystallsystem angehören.

Von besonderem Interesse sind die Quellungserscheinungen der Krystalloide. Da ich jedoch im zweiten Abschnitte die Mechanik der Quellung oder Imbibition ausführlich besprechen werde, will ich hier nur hervorheben, dass die Quellung in einer begrenzten Wasseraufnahme besteht, dass aber gleichzeitig mit dem aufgenommenen Wasser auch in diesem gelöste Substanzen in die quellungsfähigen Körper einzudringen vermögen. So ist es denn auch z. B. erklärlich, dass die Krystalloide von Farbstoffen, wie Eosin, ganz durchdrungen werden können, was natürlich bei echten Krystallen nicht möglich ist.

Es ist ferner eine bei quellungsfähigen Körpern häufig zu beobachtende Erscheinung, dass die Menge des eingelagerten Wassers in verschiedenen Richtungen ungleich ist. Bei den Krystalloiden müssen dann natürlich mit der Quellung auch die Winkel sich ändern. So hat denn auch bereits NAEGELI (IV) Winkeländerungen von mehreren Graden während der Quellung eintreten sehen.

Von Interesse ist es jedoch, dass nach SCHIMPER's Untersuchungen (VI, 149) durch die Quellung die Symmetrieverhältnisse der betreffenden Krystalloide nicht gestört werden. Die bei der Quellung eintretende Ausdehnung der Krystalloide stimmt somit in ihrer äusseren Erscheinung mit der Wärmeausdehnung der echten Krystalle überein.

Es leuchtet ein, dass nach Obigem bei den regulären Krystalloiden Winkeländerungen überhaupt nicht eintreten können, und in der That hat denn auch SCHIMPER bei den regulären Krystalloiden von *Ricinus* beobachtet, dass diese sich auch bei der starken Quellung in sehr verdünnter Salzsäure in allen Richtungen gleich stark ausdehnen.

Bei den hexagonalen Krystallen muss ferner in der Richtung senkrecht zur Hauptachse die Quellung überall gleich stark sein, was auch nach den von SCHIMPER an den Krystalloiden von *Musa Hillii* ausgeführten Messungen vollkommen zutrifft. Offenbar kann aber die Quellungsfähigkeit in der Richtung der Hauptachse eine andere sein, als in den dazu senkrechten Richtungen, so hat denn auch in der That SCHIMPER beobachtet, dass sich an den Krystalloiden der Paranuss bei der Quellung in sehr verdünnter Salzsäure die grössere Diagonale der Rhomboëderflächen um 70% ausdehnte, während bei der kleineren Diagonale keine Aenderung zu constatiren war; die bei einer solchen Quellung eintretenden Winkeländerungen betragen nach den Berechnungen von SCHIMPER über 20°, das Achsenverhältniss änderte sich von 1:2,4 zu 1:4,1. Noch auffallendere mit der Quellung verbundene Gestaltveränderungen beobachtete DUFOUR (I, 17) an den Krystalloiden der Samen verschiedener Cupressineen (namentlich *Chamaecyparis sphaeroidea).* Dieselben dehnten sich in verdünnter Kalilauge um mehr als das neunfache ihrer ursprünglichen Länge aus, während die Breite derselben sich nicht merklich änderte. Leider ist es diesem Autor in Folge der Kleinheit und unregelmässigen

Ausbildung der betreffenden Krystalloide nicht möglich gewesen, dass Krystallsystem derselben sicher festzustellen.

Was das optische Verhalten der Krystalloide anlangt, so wurde bereits mitgetheilt, dass die regulären isotrop, die hexagonalen aber schwach doppelbrechend sind. Erwähnt mag jedoch noch werden, dass zwischen den optischen Eigenschaften und dem Quellungsstadium eine zur Zeit noch gänzlich unerklärliche Beziehung besteht. Es wurde nämlich schon von SCHIMPER (VI, 154) beobachtet, dass bei den Krystalloiden von *Musa* und *Sparganium* die Anisotropie mit der Quellung in Wasser ganz bedeutend zunimmt, während die Krystalloide der Paranuss durch die Quellung in ihren optischen Eigenschaften nicht geändert werden oder sogar an Doppelbrechung verlieren. Nach DUFOUR (I) sollen die Krystalloide aus dem Samen von *Chamaecyparis* im ungequollenen Zustande sogar vollkommen isotrop sein und erst bei der Quellung anisotrop werden, und zwar soll bei ihnen die Richtung der stärksten Quellung mit der kleinsten Achse des optischen Elasticitätsellipsoids zusammenfallen.

Ebenso wie die Stärkekörner und Zellmembranen zeigen die Krystalloide in einigen Fällen eine deutliche Schichtung. Dieselbe wurde von KLEIN (II, 36) bei den Krystalloiden von *Dasycladus clavaeformis* und von SCHIMPER (VI, 157) namentlich bei den Krystalloiden von *Musa* beobachtet. Die Schichtung tritt bei diesen schon bei der Quellung in reinem Wasser hervor, verschwindet aber vollständig wieder, wenn man die betreffenden Krystalloide eintrocknen lässt. Bei anderen Krystalloiden, wie z. B. denen der Kartoffel, wird die Schichtung erst nach stärkerer Quellung, wie sie z. B. durch verdünnte Kalilauge bewirkt wird, sichtbar. Aus dem Gesagten folgt, dass die Schichtung der Krystalloide nur dadurch hervorgebracht werden kann, dass in ihnen Schichten von ungleicher Quellungsfähigkeit mit einander abwechseln.

Kapitel 12.

Die Stärkekörner und verwandte Körper.

1. Die Stärkekörner.

1. Verbreitung. Während die im vorigen Kapitel besprochenen Proteïnkörner als Reservestoffe für den Plasmakörper aufzufassen sind, liefern die Stärkekörner das zum Aufbau der Cellulosemembran nothwendige Material. Ausserdem wird aber auch jedenfalls ein grosser Theil der in den verschiedenen Geweben angehäuften Stärkemengen zur Bildung der Proteïnstoffe und besonders zur Unterhaltung der Athmung, der Kraftquelle der Pflanze, verbraucht.

Im Gegensatz zu den Proteïnkörnern sind nun die Stärkekörner durch eine viel allgemeinere Verbreitung ausgezeichnet. Sie fehlen gänzlich nur in der grossen Klasse der Pilze, ferner bei den *Phycochromaceen*, *Diatomeen*, *Phaeophyceen* und *Rhodophyceen* und bei einigen wenigen grünen Algen (cf. SCHMITZ VIII, 144).

Bei den übrigen Pflanzen ist nun die Stärke in den verschiedenartigsten Geweben zu finden, soweit dieselben wenigstens aus lebensfähigen Zellen bestehen. Sie ist zunächst sehr verbreitet in den Reservestoffe speichernden Zellen der Samen und perennirenden Pflanzentheile. Speciell in den reifen Samen wird allerdings in den meisten Fällen (nach NAEGELI (V, 378) bei $\frac{9}{10}$ der untersuchten Gattungen) die Stärke durch fettes Oel ersetzt; und zwar können sich in dieser Beziehung auch die verschiedenen Theile ein und desselben Samens, wie nament-

lich Endosperm und Embryo, verschieden verhalten und entweder nur fettes Oel oder vorwiegend Stärke führen. Doch herrscht in dem Samen ein und derselben Art stets vollständige Constanz bezüglich der Vertheilung von Stärke und Oel, und es verhalten sich in dieser Hinsicht auch systematisch verwandte Gattungen meist gleichartig. In den Sporen der Kryptogamen ist fast ausnahmslos fettes Oel als einziger stickstofffreier Reservestoff anzutreffen; ebenso wurde in den Pollenkörnern nur bei einigen wenigen Pflanzen von NAEGELI (V, 388) Stärke gefunden.

Ausser in den Reservestoffe speichernden Zellen findet sich sodann Stärke sehr häufig in den lebhaft wachsenden Organen und in den Leitungsbahnen der Kohlehydrate, wo sie als »transitorische Stärke« eine allzu starke Anhäufung der löslichen Kohlehydrate verhindert, wenn die Zuleitung der Letzteren aus den assimilirenden Organen oder aus den Reservestoffbehältern schneller erfolgt, als der Verbrauch oder die Ableitung derselben. Aus analogen Gründen findet man endlich auch in sehr vielen Fällen eine Anhäufung von Stärke in dem Assimilationsgewebe selbst, sobald durch Assimilation in diesem eine grössere Menge von Kohlehydraten gebildet wird, als in gleicher Zeit fortgeleitet werden kann.

2. Gestalt. Die Gestalt der Stärkekörner zeigt bei den verschiedenen Pflanzen eine sehr grosse Mannigfaltigkeit, wie dies namentlich aus der grossen Monographie der Stärkekörner von C. v. NAEGELI (V) ersichtlich ist. In dem nämlichen Organe ein und derselben Pflanzenart werden jedoch abgesehen von den verschiedenen Entwicklungsstadien nur geringe und innerhalb ganz bestimmter Grenzen liegende Schwankungen in der Form der Stärkekörner angetroffen, und es sind in vielen Fällen nicht nur Arten und Gattungen, sondern auch ganze Familien durch charakteristische Gestalt der Stärkekörner ausgezeichnet.

Namentlich unter den Stärkekörnern von geringer Grösse sind nun solche, die die denkbar regelmässigste Gestalt, die Kugelform, besitzen, häufig anzutreffen; dagegen findet man nur selten grössere genau oder auch nur annähernd kugelförmige Körner. Häufiger sind unter diesen linsenförmig zusammengedrückte und ovale Formen; so sind z. B. in den reifen Oosporen der Characeen grosse, linsenförmige, in den Samen der meisten Papilionaceen ovale Stärkekörner enthalten (cf. Fig. 18, I und II). Nicht selten sind auch noch bedeutend mehr in die Länge gestreckte, stab- oder spindelförmige Stärkekörner zu finden, so z. B. in der Wurzel von *Alpinia chinensis* (Galangawurzel), wie aus Fig. 18, XI, ersichtlich ist. Die grösste Verbreitung besitzen jedoch unter den Stärkekörnern von einiger Grösse die abgerundete Kegelform und die Keilform, zu diesen gehören z. B. die bekannten Stärkekörner der Kartoffel und die in Fig. 18, IV und V, abgebildeten Stärkekörner aus dem Rhizom von *Canna Warszewiczii.*

Bei manchen Pflanzen finden sich auch an den Stärkekörnern dieser Art an einer oder verschiedenen Stellen buckelartige Erhebungen, wie z. B. an den Fig. 18, VI abgebildeten Stärkekörnern aus den Schuppen von *Lathraea squamaria.*

Die merkwürdigsten Gestalten zeigen jedoch die Stärkekörner, die im Milchsaft der tropischen Euphorbiaceen enthalten sind; dieselben sind z. Th. einfach stabförmig in die Länge gestreckt, z. Th. an den Enden derartig angeschwollen, dass man sie mit Recht als knochenförmig bezeichnet hat (cf. Fig. 18, X).

Es verdient noch an dieser Stelle hervorgehoben zu werden, dass die

Stärkekörner, wenn sie innerhalb einer Zelle oder eines Chromatophors dicht aneinander stossen, sich häufig gegeneinander abplatten und in Folge dessen in vielen Fällen fast ganz von ebenen Flächen begrenzt sein können. Ein prägnantes Beispiel dieser Art bieten z. B. die Endospermzellen von *Zea Mays*, die im reifen Samen fast ganz von polyëdrischen Stärkekörnern erfüllt sind, die nur durch ganz zarte Plasmaplatten von einander getrennt werden (cf. Fig. 18, III).

Nicht selten findet man auch, dass eine Anzahl mehr oder weniger polyedrischer Körner zusammen ein abgerundetes Ganze bilden; man bezeichnet dann diesen Complex als zusammengesetztes Stärkekorn und die Theile, aus denen dasselbe besteht, als Theilkörner. Die Zahl und Grösse der Theilkörner kann sehr verschieden sein; so sind z. B. in Fig. 18, VIII zusammengesetzte Stärkekörner aus der Sassaparillwurzel dargestellt, die aus 3—5 Theilkörnern bestehen, während bei dem Fig. 18, VII abgebildeten Stärkekorn aus dem Samen von *Chenopodium Quinoa* die Zahl der Theilkörner eine ganz bedeutende ist. Nach Berechnungen von Naegeli (V, 14) kommen bei dieser Pflanze Stärkekörner mit 14000 Theilkörnern vor. Noch grösser ist die Zahl der Theilkörner bei den Stärkekörnern aus dem Samen von *Spinacia glabra*, die nach Naegeli bis 30000 betragen kann.

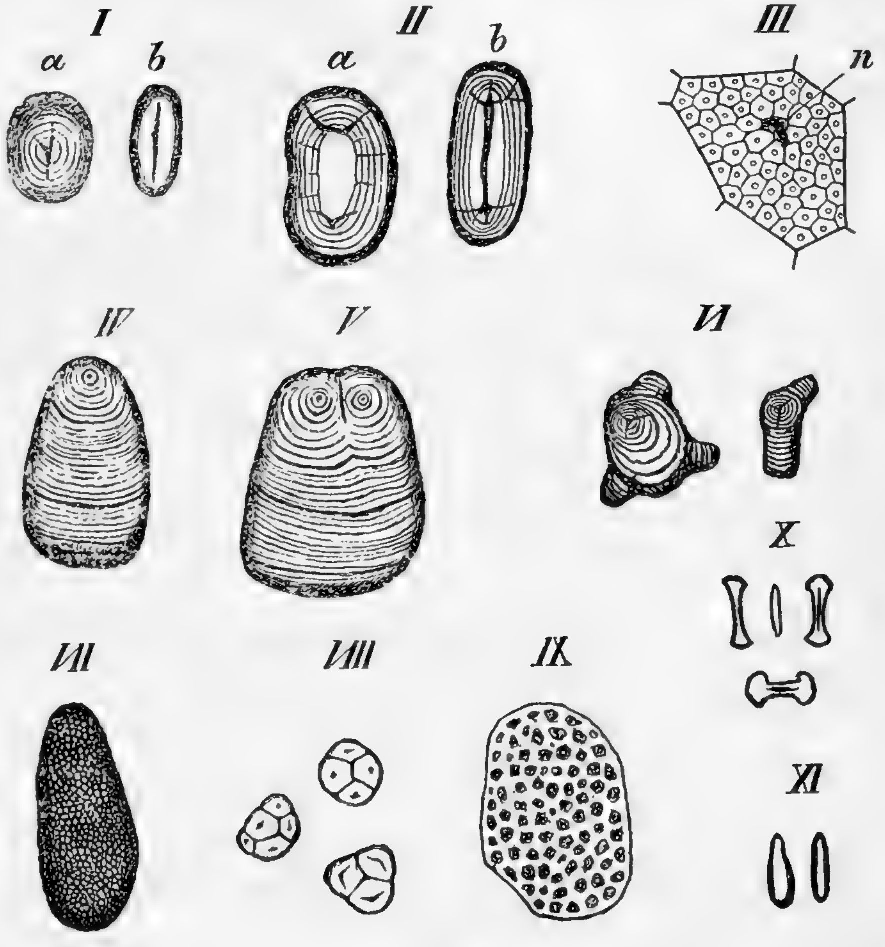


Fig. 18. (B. 554.)

I Stärkekorn aus einem reifen Oogonium von *Chara foetida* (150). II Id. aus dem Samen von *Pisum sativum* (250). III Endospermzelle von *Zea Mays*; *n* Zellkern (150). IV und V Stärkekörner aus der Knolle von *Canna Warszewiczii* (250). VI Id. aus den Schuppen von *Lathraea squamaria* (150). VII Zusammengesetztes Stärkekorn aus dem Samen von *Chenopodium Quinoa* (530). VIII Id. aus der Sassaparillwurzel (250). IX Id. aus dem Samen v. *Tinnantia fugax* (530). X Stärkekörner aus dem Milchsaft von *Euphorbia splendens* (150). XI Id. aus dem Wurzelstock v. *Alpinia Galanga* (140).

Der Zusammenhang zwischen den einzelnen Theilkörnern ist im Allgemeinen ein sehr lockerer, sodass die zusammengesetzten Stärkekörner meist schon durch mässigen Druck in diese zerlegt werden können, und auch häufig schon bei unvorsichtiger Präparation ganz auseinander fallen. In manchen Fällen ist jedoch die Verwachsung der Stärkekörner eine so innige, dass die Trennungslinien zwischen den einzelnen Theilkörnern meist gar nicht mehr wahrnehmbar sind. Dies ist z. B., wie schon von Naegeli (V, 477) beobachtet wurde, bei den im Samen der Commelineen enthaltenen Stärkekörnern der Fall. Diese erhalten

dadurch, dass in ihnen ausserdem der Kern der Theilkörner gerade sehr deutlich hervortritt, ein eigenartiges Aussehen, das man am besten mit einem Querschnitt durch ein Bastbündel vergleichen kann (cf. Fig. 18, IX).

Ein ähnliches Bild geben nach den Beobachtungen von STRASBURGER (I, 155) auch die in den reifen Macrosporen von *Marsilia salvatrix* und *M. macrocarpa* enthaltenen Stärkekörner. Dasselbe wird bei diesen aber dadurch hervorgebracht, dass die ganze Oberfläche dieser Stärkekörner mit halbkugelförmigen Vertiefungen bedeckt ist, sodass die zwischenliegenden Leisten ein regelmässiges Netzwerk bilden. Eine ähnliche Oberflächenbeschaffenheit hatte übrigens schon NAEGELI (V, 126) bei verschiedenen Pflanzen beobachtet, aber auf eine ungleichmässige Auflösung zurückgeführt. Gegen eine solche Deutung bei den Stärkekörnern von *Marsilia* spricht jedoch, wie von STRASBURGER hervorgehoben wird, die grosse Regelmässigkeit, mit der die beschriebene Structur an allen Stärkekörnern der betreffenden Sporen zu beobachten ist; ausserdem konnte STRASBURGER eine den netzförmigen Leisten vollkommen entsprechende Anordnung der Mikrosomen in dem die noch nicht vollkommen ausgebildeten Stärkekörner umgebenden Cytoplasma beobachten, in dem, beiläufig bemerkt, nach STRASBURGER Chromatophoren nicht enthalten sein sollen.

3. Schichtung. Als Schichtung bezeichnet man die namentlich an den meisten grösseren Stärkekörnern bei der Beobachtung in Wasser deutlich hervortretende schalige Structur derselben. Dieselbe wird dadurch hervorgebracht, dass im Korne Schichten von verschiedener Lichtbrechung mit einander abwechseln, die natürlich bei der mikroskopischen Beobachtung verschieden hell erscheinen und meist deutlich abwechselnd einen röthlichen und bläulichen Schimmer zeigen. Die Schichten mit geringerer Lichtbrechung, die einen röthlichen Schimmer besitzen, werden gewöhnlich als die »weichen,« die mit bläulichem Schimmer als die »dichten« Schichten bezeichnet.

Es verdient nun zunächst hervorgehoben zu werden, dass die äusserste Schicht der Stärkekörner in jedem Altersstadium derselben stets eine dichte ist und dass bei unverletzten Stärkekörnern höchst wahrscheinlich niemals weiche Schichten die Oberfläche berühren. Dahingegen besteht die innerste Partie aller grösseren und deutlich geschichteten Stärkekörner stets aus weicher Substanz. Bei vielen Stärkekörnern hebt sich sogar lediglich diese innere durch schwache Lichtbrechung ausgezeichnete Partie des Stärkekornes deutlich ab; man bezeichnet dieselbe gewöhnlich als den Kern des Stärkekorns. Bei einer grossen Zahl von Stärkekörnern ist jedoch weder Schichtung noch ein Kern wahrzunehmen und zwar giebt es auch ziemlich grosse Stärkekörner, die selbst bei den stärksten Vergrösserungen vollkommen homogen erscheinen; bei diesen kann namentlich das optische Verhalten über die feinere Structur Aufschluss geben.

Was nun die Gestalt und Gruppirung der einzelnen Schichten bei den verschiedenen Stärkekörnern anlangt, so bilden dieselben bei den kugelförmigen Stärkekörnern um den Mittelpunkt derselben herum concentrische Kugelschalen; bei diesen fällt also das Schichtencentrum oder der Kern mit dem mathematischen Mittelpunkte des Stärkekornes zusammen. Aehnlich verhalten sich auch die linsenförmigen und ovalen Stärkekörner, die meist auch einen entsprechend gestalteten Kern besitzen, während die Schichtendicke überall annähernd gleich ist (cf. Fig. 18, I und II). Bei den kegel- und keilförmigen Stärkekörnern nimmt dagegen das Schichtencentrum stets eine mehr oder weniger excentrische Lage ein (cf. Fig. 18, IV), und man kann bei diesen somit zwischen dem orga-

nischen Mittelpunkte des Kornes, dem Kerne, und dem mathematischen Mittelpunkte unterscheiden. Der erstere kann nun sowohl dem spitzeren, als auch dem stumpferen Ende des Stärkekorns mehr genähert sein.

Die einzelnen Schichten müssen offenbar bei den excentrisch gebauten Stärkekörnern auf der dem Schichtencentrum abgekehrten Seite derselben eine viel bedeutendere Dicke besitzen als in den diametral gegenüberliegenden Partien. Namentlich bei stark excentrisch gebauten Stärkekörnern findet man jedoch sehr häufig, dass nicht alle Schichten vollkommen geschlossene Figuren, die den Kern vollständig einschliessen, bilden, sondern vielmehr zum Theil nur Kugelschalen oder mehr oder weniger gekrümmte Scheiben darstellen. Diese unvollständigen Schichten bestehen jedoch sicher in den meisten Fällen aus weicher Substanz, und es ist zur Zeit noch nicht mit voller Sicherheit die Frage entschieden, ob die äusserste dichte Schicht der Stärkekörner nicht stets eine geschlossene Figur darstellt; denn wenn es auch bei den stark excentrischen Stärkekörnern, wie z. B. denen von *Canna* oder *Phajus*, häufig den Anschein hat, als wenn auch die meisten weichen Schichten vollständig bis zum Rande gingen, so lässt sich doch in Folge der starken Lichtbrechung am Rande eine unzweifelhafte Beobachtung in dieser Hinsicht nicht gewinnen. Das alsbald eingehender zu besprechende optische Verhalten dieser Stärkekörner spricht denn auch dafür, dass die Schichten am äussersten Rande zum mindesten stark umgebogen sind.

Namentlich bei den excentrischen Stärkekörnern wird endlich noch dadurch in vielen Fällen eine weitere Complication der Schichtung herbeigeführt, dass in einem Korne mehrere Kerne enthalten sind, die zunächst jeder für sich von einer mehr oder weniger grossen Anzahl von Schichten umgeben sind, auf die dann schliesslich dem ganzen Korne gemeinsame Schichten folgen (cf. Fig. 18, V). NAEGELI bezeichnet diese Stärkekörner zum Unterschiede von den bereits erwähnten zusammengesetzten Körnern, bei denen gemeinsame Schichten stets fehlen, als halbzusammengesetzte Stärkekörner.

Die Ursache der Schichtung haben wir nach der bis vor Kurzem allgemein anerkannten Theorie von NAEGELI in dem verschiedenen Wassergehalt der einzelnen Schichten zu sehen und zwar müssen danach die weicheren, röthlich erscheinenden Schichten wasserreicher, die dichteren wasserärmer sein. Einen Beweis für die Richtigkeit dieser Theorie können wir mit NAEGELI in der Thatsache erblicken, dass trockene Stärkekörner keine Schichtung zeigen.[1]) Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man ausgetrocknete Stärkekörner von *Canna* oder *Solanum tuberosum*, die im feuchten Zustande durch starke Schichtung ausgezeichnet sind, in concentrirtem Glycerin oder besser in Nelkenöl oder Canadabalsam beobachtet. Man wird dann selbst mit den besten optischen Hilfsmitteln keine Schichtung mehr nachzuweisen im Stande sein. Dass dies jedoch kein durch das abweichende Lichtbrechungsvermögen der Einschlussmittel hervorgebrachter rein optischer Effekt sein kann, ist wohl eigentlich selbstverständlich, geht aber auch daraus mit voller Evidenz hervor, dass Stärkekörner,

[1]) Die Richtigkeit der von NAEGELI (V, 51) mitgetheilten Beobachtung, dass die Schichtung auch in absolutem Alkohol verschwinden soll, ist neuerdings von STRASBURGER (I, 151) bestritten worden, der auch nach längerem Aufenthalt in absolutem Alkohol eine deutliche Schichtung an den Stärkekörnern beobachtet hat. Dies würde jedoch gegen obige Theorie nichts beweisen, da einerseits zweifelhaft ist, ob absoluter Alkohol der Stärke alles Wasser zu entziehen vermag und auf der anderen Seite auch die Möglichkeit einer geringen Imbibition von wasserfreiem Alkohol keineswegs ausgeschlossen ist.

wenn sie feucht in Oel oder Canadabalsam eingebettet werden, die Schichtung deutlich zeigen; ferner kann man sich auch bei den in Glycerin liegenden Stärkekörnern deutlich davon überzeugen, dass bei Wasserzutritt die Schichtung stets gleichzeitig mit der Quellung deutlich sichtbar wird.

Es kann somit als eine vollkommen sichergestellte Thatsache gelten, dass die Schichtung erst durch die Wasseraufnahme hervorgerufen wird und somit nur auf einer ungleichen Quellungsfähigkeit der verschiedenen Schichten beruhen kann.

Ich will jedoch an dieser Stelle erwähnen, dass neuerdings mehrfach abweichende Ansichten von verschiedenen Autoren vertheidigt sind. So hat zuerst SCHIMPER (V) die Ansicht ausgesprochen, dass die Stärkekörner als Sphaerokrystalloide aufzufassen seien und A. MEYER (III) hat dann später die Schichtung der Sphaerokrystalle und Stärkekörner für identisch erklärt. Nun beruht aber die Schichtung der Sphaerokrystalle, die an diesen durch einen periodischen Wechsel der Krystallisationsbedingungen hervorgebracht wird, darauf, dass in demselben compacte mit porösen Schichten abwechseln, von denen die letzeren aus radial angeordneten Nadeln bestehen.[1]) Von diesem Bau der Sphaerokrystalle kann man sich, wenigstens bei denen des Inulins, leicht überzeugen, wenn man Schnitte durch grössere Sphaerokrystalle austrocknen lässt, es dringt dann, wie dies übrigens schon von NAEGELI und SCHWENDENER (I, 422) für die Sphaerokrystalle von *Acetabularia* angegeben wird, Luft zwischen die einzelnen Nadeln ein und lässt die porösen Schichten mehr oder weniger dunkel erscheinen, während die zwischenliegenden Schichten vollkommen durchsichtig bleiben. Aehnliche Verhältnisse liegen nun aber bei den Stärkekörnern offenbar nicht vor.

Ebenso scheinen mir nun ferner auch die von STRASBURGER (I, 147—166) entwickelten Anschauungen über das Wesen der Schichtung der nöthigen mechanischen Klarheit zu entbehren. Nach diesen soll ein regelmässiger Wechsel wasserärmerer und wasserreicherer Schichten im Stärkekorn überhaupt nicht vorhanden sein. Es soll vielmehr das ganze Stärkekorn aus einzelnen Lamellen sich aufbauen, »die sich mehr oder weniger vollständig gleichen.« Die Berührungsflächen (Adhäsionsflächen) dieser Lamellen sollen sich aber nach STRASBURGER als dunkele Linien abheben und zwar sollen die dunkleren Linien längere Pausen in der Schichtenbildung andeuten. Nur ausnahmsweise sollen auch optische Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Lamellen oder Lamellencomplexen den optischen Effekt verstärken.

Wodurch nun aber in den gewöhnlichen Fällen die dunkelen Linien zwischen den einzelnen Lamellen hervorgerufen werden, ist mir leider aus den STRASBURGER'schen Erörterungen nicht klar geworden. Offenbar kann doch aber zwischen 2 Lamellen von gleicher optischer Dichtigkeit, wenn dieselben auch zu noch so verschiedener Zeit entstanden sein mögen, nur dann eine dunkele Linie auftreten, wenn sich zwischen denselben eine Substanz von abweichender Lichtbrechung befindet, und man könnte doch wohl allein die Annahme machen, dass zwischen den einzelnen Lamellen Wasserschichten vorhanden wären; diese müssten aber doch um den beobachteten optischen Effect hervorrufen zu können, eine so beträchtliche Dicke haben, dass ein fester Zusammenhang zwischen den einzelnen Schichten gar nicht möglich wäre. Endlich habe ich auch für die Thatsache, dass die Schichtung beim Austrocknen der Stärkekörner verschwindet und bei mässiger Quellung am deutlichsten ist, in den STRASBURGER'schen Deductionen vergeblich nach einer Erklärung gesucht.

Im Anschluss an die Schichtung will ich noch bemerken, dass an den Stärkekörnern auch in tangentialer Richtung geringe Verschiedenheiten vorzukommen scheinen. Dieselben lassen sich zwar am unveränderten Korn nicht beobachten; schon NAEGELI (V, 62) hatte jedoch aus gewissen Auflösungserscheinungen der

---

[1]) HANSEN (IV) unterscheidet allerdings bei den Sphaerokrystallen zwischen amorphen und krystallinischen Schichten. Ich muss jedoch beide für krystallinisch halten, da ich mich an feinen Schichten von Inulinsphaerokrystallen sicher davon überzeugen konnte, dass nicht nur beide Schichten optisch anisotrop sind, sondern auch die gleiche Orientirung des optischen Elasticitätsellipsoids zeigen.

Stärkekörner auf Verschiedenheiten in der Substanz der einzelnen Schichten geschlossen. Neuerdings hat STRASBURGER (I, 149) beobachtet, dass die Stärkekörner von *Phajus grandifolius* bei ganz allmählicher Quellung in verdünnter Kalilauge in einem gewissen Stadium eine feine radiale Structur erkennen lassen, die nach den Ausführungen des genannten Autors nicht auf feine Risse zurückgeführt werden kann. Aehnliche Beobachtungen hat neuerdings auch A. MEYER (V) gemacht.

4. Optisches Verhalten. Die Untersuchung der Stärkekörner mit Hilfe des Polarisationsmikroskops hat ergeben, dass bei denselben die eine Achse des optischen Elasticitätsellipsoides stets senkrecht auf der Schichtung steht, während die beiden anderen Achsen in die Ebene der Schichtung fallen, höchst wahrscheinlich aber unter sich gleich sind. Die Stärkekörner verhalten sich also in optischer Beziehung ganz so, als wenn sie aus einachsigen Krystallnadeln zusammengesetzt wären.

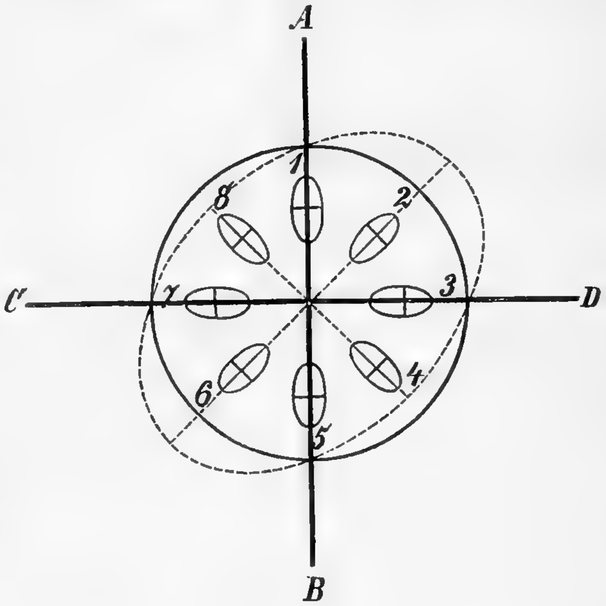


Fig. 19. (B. 555.)

Zur Erklärung des optischen Effektes der Stärkekörner mag die beistehende Fig. 19 dienen, in der der grosse Kreis einen Medianschnitt durch ein centrisches Stärkekorn, die Ellipsen 1—8 die Orientirung der Elasticitätsellipsen in den betreffenden Partien und die Linien AB und CD die Polarisationsebenen der beiden (gekreuzten) Nicols angeben sollen. Es leuchtet zunächst ein, dass die Achsen der Ellipsen 1, 3, 5 u. 7 mit den Polarisationsebenen der Nicols zusammenfallen; in diesen Partien wird also das Stärkekorn nicht verändernd auf das polarisirte Licht einwirken, und es muss dasselbe hier also auch wie das Gesichtsfeld dunkel erscheinen. Dagegen bilden nun aber die Achsen der zwischenliegenden Ellipsen 2, 4, 6 u. 8 Winkel von 45° mit den Polarisationsebenen der Nicols und es müssen sich diese Partien ganz so verhalten wie ein in Diagonalstellung befindliches Gypsplättchen und je nach ihrer Dicke höhere oder niedere Farben der NEWTON'schen Farbenscala zeigen. Die zwischenliegenden Partien werden endlich aus naheliegenden Gründen entsprechende Uebergangsfarben zeigen müssen. Als Gesammtbild erhalten wir also ein helles vierarmiges Kreuz, dessen Arme mit den Polarisationsebenen der Nicols Winkel von 45° bilden.

Ein ganz ähnliches Bild erhält man natürlich nach Einschaltung eines Gypsplättchens in Diagonalstellung. Nur werden dann zwei gegenüberliegende Quadranten Additions- und die beiden anderen Subtractionsfarben zeigen müssen, indem bei den ersteren die gleichen optischen Achsen des Stärkekornes und des Gypsplättchens in dieselbe Richtung fallen, in den anderen aber senkrecht auf einander stehen; es ist dies Verhältniss ebenfalls aus Fig. 19 sofort ersichtlich, wenn wir uns durch die grosse gestrichelte Ellipse die optische Elasticitätsellipse des Gypsplättchens dargestellt denken. Offenbar müssen bei einer solchen Orientirung die Quadranten 2 und 6 Additionsfarben, die Quadranten 4 und 8 Subtractionsfarben zeigen.

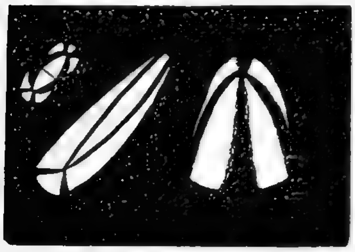
Ebenso wie ein solcher Medianschnitt muss sich nun auch die vollständige Kugel verhalten, da die übrigen Partien den optischen Effect nur zu verstärken, nicht aber zu verändern vermögen (cf. NAEGELI und SCHWENDENER I, 351).

Die Stärkekörner zeigen nun auch in der That ganz den obigen Erörterungen entsprechend stets ein helles vierarmiges Kreuz im Polarisationsmikroskop, das jedoch nur bei den centrisch gebauten Stärkekörnern eine regelmässige Gestalt hat, während bei den excentrischen Körnern der Durchschnittspunkt des Kreuzes stets mit dem Schichtencentrum zusammenfällt. Der letztere Fall wird durch die

Fig. 20, III, demonstrirt, die ein Stärkekorn aus einer Knolle von *Canna Warszewiczii* bei gekreuzten Nicols darstellt.

Ich will noch besonders hervorheben, dass bei den Stärkekörnern, die keine Schichtung erkennen lassen, mit Hilfe des Polarisationsmikroskopes die feinere Structur derselben festgestellt werden kann; so ist es z. B. leicht bei den Stärkekörnern von *Alpinia Galanga*, die wenigstens an dem mir zu Gebote stehenden Material keine Spur von Schichtung erkennen liessen, den stark excentrischen Bau zu constatiren (cf. Fig. 20, II).

I II III



(B. 556.) Fig. 20.
I Stärkekorn aus der Sassaparillwurzel (250). II Id. aus dem Wurzelstock von *Alpinia Galanga* (200). III Id. aus der Knolle von *Canna Warszewiczii* (150). Sämmtlich nach der Beobachtung bei gekreuzten Nicols.

Ebenso lassen sich natürlich zusammengesetzte Stärkekörner mit Hilfe des polarisirten Lichtes leicht als solche erkennen. Dieselben müssen offenbar im Polarisationsmikroskop ebensoviel Kreuze zeigen, als Theilkörner vorhanden sind, wie z. B. aus Fig. 20, I, die ein Zwillingskorn aus der Sassaparillwurzel darstellt, ersichtlich ist. Ist die Zahl der Theilkörner aber eine grosse, so müssen sich die unregelmässig übereinanderliegenden Theilkörner gegenseitig in ihrer Wirkung aufheben und ein so stark zusammengesetztes Stärkekorn wie das Fig. 18, VIII, abgebildete von *Chenopodium Quinoa* erscheint in Folge dessen vollkommen neutral.

5. Nachweis und chemische Eigenschaften. Der mikrochemische Nachweis der Stärke gelingt in den meisten Fällen leicht durch Jodlösung, mit der die Stärkekörner, abgesehen von einigen alsbald näher zu besprechenden Ausnahmen eine je nach der Concentration indigoblaue bis schwarze Färbung annehmen. Handelt es sich jedoch um den Nachweis sehr geringer Stärkemengen in grösseren Gewebecomplexen, so ist es zweckmässig, die eventuell vorhandenen Farbstoffe zunächst zu extrahiren und die Proteïnstoffe, die die Reaction durch starke Braunfärbung verdecken könnten, zu zerstören. Man erreicht diesen Zweck am besten, wenn man nach der zuerst von A. Meyer (I) angewandten Methode mit Alkohol extrahirte Pflanzentheile in concentrirte wässrige Chloralhydratlösung, die etwas Jod aufgelöst enthält, einträgt. Es lassen sich auf diese Weise leicht grössere Pflanzentheile vollkommen durchsichtig machen, und es sind in ihnen dann die durch Quellung noch bedeutend vergrösserten Stärkekörner in Folge ihrer blauen Farbe stets deutlich sichtbar.

Die Stärke ist unlöslich in kaltem Wasser, erleidet aber in heissem Wasser zunächst starke Quellung und wird bei längerem Kochen mit Wasser vollständig in Lösung übergeführt. Aus dieser Lösung (Kleister), die sich mit Jod ebenfalls indigblau färbt, kann die Stärke durch verschiedene Substanzen, wie z. B. Alkohol, Gerbsäure und Barytwasser, wieder gefällt werden.

Die procentische Zusammensetzung der Stärke entspricht nach den neusten Analysen der Formel $C_6H_{10}O_5$ (cf. Beilstein I, 868); die Stärke stimmt also in dieser Beziehung mit der Cellulose vollständig überein. Ueber die Structur des Stärkemoleküls lassen sich jedoch zur Zeit noch keine irgendwie zuverlässigen Angaben machen, und es ist auch noch nicht einmal mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Substanz aller Stärkekörner ein einheitliches chemisches Individuum darstellt.

Als sichergestellt können wir es jedoch wohl ansehen, dass die früher von C. Naegeli aufgestellte und vertheidigte Ansicht, nach der die Stärkekörner stets aus zwei verschiedenartigen Substanzen bestehen sollten, von denen die eine mit der Cellulose identisch sein sollte, die andere aber, die Granulose, sich allein

mit Jod blau färben sollte, den Thatsachen nicht entspricht. NAEGELI stützte diese seine Ansicht namentlich auf die Beobachtung, dass man durch verschiedenartige Substanzen, besonders durch Speichelferment sowie durch verdünnte Säuren die Stärkekörner derartig verändern kann, dass sie bedeutend substanzärmer erscheinen und sich mit Jod nicht mehr blau färben, sondern zunächst violett, dann weinroth und schliesslich rein gelb. NAEGELI hielt nun diese sogenannten Stärkeskelette, die in ihrer äusseren Form mit den unversehrten Körnern vollständig übereinstimmen und meist auch deutliche Schichtung zeigen, für Cellulose. Von WALTER NAEGELI (I) wurde aber der Nachweis geliefert, dass sie aus einem Umwandlungsprodukt der Stärke, dem Amylodextrin, bestehen, das in frischen Stärkekörnern im Allgemeinen nicht enthalten ist, aber auch bei der Lösuug derselben durch verdünnte Säuren gleichzeitig in Lösung übergeht. Aus Amylodextrin entsteht dann erst durch weitere Einwirkung der Säure Dextrin und schliesslich Maltose.

Das Amylodextrin ist dadurch ausgezeichnet, dass es in kaltem Wasser fast unlöslich ist, dagegen durch Wasser von 60° leicht gelöst und aus einer solchen Lösung beim Erkalten nicht wieder ausgeschieden wird. Dagegen scheidet sich beim Abdampfen oder Gefrieren der Lösung das Amylodextrin aus dieser in Form eigenthümlicher krystallinischer Scheibchen ab, die aus radial angeordneten Nadeln bestehen und auch wohl als Diskokrystalle bezeichnet werden. Dieselben unterscheiden sich in optischer Hinsicht dadurch ganz wesentlich von den Stärkekörnern, dass bei ihnen das dunkele Kreuz bei gekreuzten Nicols eine diagonale Stellung einnimmt, woraus sich der Schluss ziehen lässt, dass keine Achse des optischen Elasticitätsellipsoids mit dem Radius der Diskokrystalle zusammenfällt (cf. NAEGELI und SCHWENDENER I, 359). Reine wässrige Jodlösung färbt nach W. NAEGELI die Amylodextrinkrystalle nicht, dagegen sollen Lösungen dieser Substanz durch Zusatz von wenig Jod violett, durch grössere Jodmengen aber purpurroth gefärbt werden. Aus den mit Jod versetzten Lösungen soll sich endlich das Amylodextrin durch verschiedene Substanzen, wie z. B. Salzsäure und Kochsalz, mit schön blauer Farbe fällen lassen.

Ausserdem zeigte W. NAEGELI aber auch, dass durch fortgesetzte Einwirkung verdünnter Säuren schliesslich die gesammte Masse des Stärkekornes aufgelöst werden kann. Es liegt somit kein Grund mehr vor, das Vorhandensein von zwei verschiedenen Substanzen im Stärkekorn anzunehmen und es scheint geboten, wie dies neuerdings von A. MEYER (IV) hervorgehoben wurde, die Ausdrücke Stärkecellulose und Granulose ganz zu vermeiden und einfach von einer Stärkesubstanz zu reden, mag dieselbe nun aus einem einheitlichen chemischen Individuum oder aus einer Gruppe isomerer Körper bestehen.

Einen Beweis für die letztere Annahme hat man vielfach darin gesehen, dass nicht alle Stärkekörner bei der Behandlung mit Jod dieselbe Färbung zeigen. So hat NAEGELI (V, 192) zuerst darauf hingewiesen, dass die Stärkekörner im Samenmantel von *Chelidonium majus* sich mit Jod braunroth färben; später haben dann noch verschiedene Autoren bei einigen anderen Pflanzen Stärkekörner aufgefunden, die sich mit Jod entweder ganz oder zum Theil roth färben (cf. A. MEYER V, 338). Weit häufiger finden sich allerdings solche Körner, die bei der Behandlung mit Jod eine intermediäre Farbe zwischen Roth und Blau, also verschiedene violette Farbentöne zeigen.

Nach den Untersuchungen von SHIMOYAMA (I) und A. MEYER (V) ist es jedoch wahrscheinlich, dass das abweichende Verhalten dieser Stärkekörner dadurch hervorgebracht wird, dass dieselben ausser echter Stärkesubstanz mehr oder weniger grosse Mengen von Amylodextrin und Dextrin enthalten. Diese Substanzen müssen natürlich in den sich vollkommen roth färbenden Stärkekörnern in reichlichster Menge vorhanden sein.

Anhangsweise mag an dieser Stelle schliesslich noch eine Substanz erwähnt werden, die mit der Stärkesubstanz darin übereinstimmt, dass sie mit Jod eine schön blaue oder rothe Färbung annimmt. Dieselbe ist aber stets im Zellsaft gelöst und wird desshalb auch jetzt noch häufig als lösliche oder formlose Stärke bezeichnet, obwohl ihre chemische Zusammensetzung noch völlig unbekannt ist; die sogen. lösliche Stärke kommt übrigens nur in den Epidermiszellen einiger weniger Pflanzen vor (cf. DUFOUR II).

6. Entstehung und Wachsthum. Wie bereits pag. 556 hervorgehoben wurde, entstehen die Stärkekörner jedenfalls in vielen Fällen innerhalb oder an der Oberfläche von Chromatophoren; wir mussten jedoch zur Zeit die Frage noch unentschieden lassen, ob nicht auch dem Cytoplasma die Fähigkeit der Stärkebildung zukommt. Jedenfalls kann aber soviel als sichergestellt gelten, dass sich Stärkekörner nur in solchen Zellen, die lebensfähiges Plasma besitzen, bilden können. So wurde namentlich für die stärkeführenden Zellen des Holzes von SCHORLER (I) der Nachweis geliefert, dass dieselben, solange in ihnen eine periodische Bildung und Auflösung von Stärke stattfindet, auch stets einen Plasmakörper und Zellkern besitzen.

Dementsprechend unterbleibt die Stärkebildung auch gänzlich in den Gefässen und Tracheïden. Von dieser Regel ist zur Zeit nur eine Ausnahme bekannt; es finden sich nämlich, wie von FISCHER (V) nachgewiesen wurde, im Blattstiel verschiedener *Plantago* spec. fast ausnahmslos vereinzelte stärkeführende Tracheen und Tracheïden; es ist nun aber FISCHER durch eine geeignete Präparationsmethode gelungen, in den stärkefuhrenden Gefässen stets auch Plasmareste nachzuweisen, während er Zellkerne nur in den stärkeführenden Tracheïden beobachten konnte.

Während die älteren Autoren zumeist annehmen, dass das Wachsthum der Stärkekörner einfach durch Auflagerung neuer Schichten erfolgte und sich somit in gleicher Weise wie das Wachsthum der Krystalle abspielte (Appositionstheorie), hat NAEGELI in seinem bereits mehrfach citirten Werke eine Theorie über das Wachsthum der Stärkekörner aufgestellt und in exactester Weise begründet, nach der dasselbe durch Einlagerung neuer Stärkemoleküle in die Masse des wachsenden Stärkekornes bewirkt wird (Intussusceptionstheorie). Neuerdings sind jedoch verschiedene Autoren wieder für die ältere Anschauung eingetreten und haben auch in der That einige Beobachtungen mitgetheilt, die in einigen untergeordneteren Punkten eine geringe Modification der NAEGELI'schen Theorie nothwendig zu machen scheinen. Es ist jedoch zur Zeit noch unmöglich eine definitive Entscheidung zwichen der Appositions- und Imbibitionstheorie zu treffen, und ich muss mich hier darauf beschränken, die zu Gunsten jeder der beiden Theorien angeführten Beobachtungen zusammenzustellen und, soweit dies ohne eingehendere Detailuntersuchungen möglich ist, kritisch zu beleuchten.

Nach der NAEGELI'schen Theorie beruht das Wachsthum der Stärkekörner darauf, dass das zunächst ausgeschiedene homogene Stärkekorn nicht nur Wasser, sondern auch die zur Vermehrung des Stärkekorns dienende Lösung (Glycose?) in seine Micellarinterstitien aufzunehmen vermag. Dadurch wird nun einerseits ein Wachsthum der das Stärkekorn aufbauenden Micellen bewirkt, andererseits können auch neue Micellen zwischen den alten gebildet werden. Beide Processe müssen natürlich vorwiegend in der Richtung des geringsten Widerstandes stattfinden. NÄGELI (V, 243—331) zeigt nun auch durch exact molecular-mechanische Deduktion, wie durch ein solches Wachsthum Spannungen entstehen, die die inneren Partien auszudehnen suchen, und, wenn eine Einlagerung neuer Stärkemoleküle nicht in gleicher Weise erfolgt, die Entstehung eines substanzärmeren wasserreichen Kernes bewirken. Ebenso können diese Spannungen durch Spaltung

homogener Schichten die Entstehung weicher Schichten innerhalb dichterer Schichten bewirken. Dass um diese Spannungen ganz in der Weise, wie sie die Theorie verlangt, auch wirklich vorhanden sind, wird von NAEGELI direkt nachgewiesen. Ueberhaupt zeichnet sich seine Theorie, wie hier leider aus Mangel an Raum nicht näher auseinandergesetzt werden kann, dadurch aus, dass sie mit allen bekannten Thatsachen im vollen Einklang steht und sich als eine nothwendige logische Folgerung aus den von ihm entwickelten Ansichten über die Molekularstructur organischer Substanzen ergiebt.

Demgegenüber hat es nun von den Anhängern der Appositionstheorie bislang Niemand unternommen, eine wirklich ausgebildete Theorie aufzustellen. Dieselben haben sich vielmehr meist auf den Nachweis beschränkt, dass die von NAEGELI für seine Intussusceptionstheorie angeführten Beweise auch im Sinne der Appositionstheorie gedeutet werden können. Exacte Beweise für die Richtigkeit der Appositionstheorie habe ich vergeblich in den Schriften dieser Autoren gesucht. Denn die von SCHIMPER (V, 186) constatirte Thatsache, dass unter Umständen corrodirte Stärkekörner von neuer Stärkesubstanz umhüllt werden, beweist doch nur, dass diese durch theilweise Resorption veränderten Stärkekörner eines Wachsthums durch Intussusception unfähig sind und zunächst durch Auflagerung einer neuen Schicht wachsen. Man kann daraus aber doch noch nicht den Schluss ziehen, dass darum auch bei dem normalen Wachsthum der Stärkekörner stets ein Appositionswachsthum stattfinden müsste. Ferner fehlt es aber auch der Appositionstheorie, wie schon oben angedeutet wurde, an einer ausreichenden Erklärung für das Zustandekommen der Schichtung.

Den wichtigsten Beweis für die NAEGELI'sche Intussusceptionstheorie bildet nun die auch von den Anhängern der Appositionstheorie allgemein anerkannte Thatsache, dass die innerste Partie grösserer Stärkekörner stets aus weicher wasserreicher Substanz sich aufbaut, während junge, noch im Wachsthum begriffene Stärkekörner, die die gleiche Grösse haben, wie jener wasserreiche Kern, stets aus dichter Substanz bestehen, dass ferner die äusserste Schicht eines wachsenden Kornes stets von dichter Substanz gebildet wird. Der wasserreiche Kern grosser Körner wird dementsprechend auch von quellenden Lösungsmitteln, wie Alkalien und Säuren viel eher angegriffen als gleich grosse junge Körner und die äusserste Schicht wachsender Stärkekörner besitzt demnach auch stets die grösste Widerstandsfähigkeit gegen lösende Agentien.

Es leuchtet ein, dass diese Thatsachen mit einer einfachen Auflagerung der Schichten des wachsenden Stärkekornes nicht zu vereinbaren sind. Es haben jedoch neuerdings SCHIMPER (V), A. MEYER (III) und STRASBURGER (I) versucht, sie dennoch mit der Appositionstheorie in Einklang zu bringen. Auf die Ausführungen des ersteren Autors brauche ich jedoch, da sie schon von NAEGELI (III) vollständig widerlegt sind, nicht näher einzugehen; ebenso scheint mir auch eine eingehende Besprechung der STRASBURGER'schen Erklärung überflüssig, da sie Spannungen voraussetzt, die eben nach der Appositionstheorie vollkommen unerklärlich sind.

A. MEYER hat dahingegen die abnehmende Dichtigkeit der innersten Partien der Stärkekörner auf die Einwirkung lösender Fermente zurückgeführt. Es leuchtet ein, dass in der That, wenn abwechselnd Stärkesubstanz von der grösstmöglichen Dichtigkeit dem Stärkekorn aufgelagert wird und durch Diastase ähnliche Fermente aus der ganzen Masse des Kornes eine dem Volumprocente nach gleiche Menge gelöst wird, die innersten Partien des Kornes stets auch die ge-

ringsten Substanzmengen enthalten müssen; denn sie sind nach dieser Annahme als die ältesten am längsten der lösenden Wirkung der Fermente ausgesetzt gewesen. Es scheint mir aber sehr fraglich, ob wir zu der Annahme eines solchen periodischen Wechsels von Neubildung und Auflösung von Stärke berechtigt sind; denn wenn auch die grosse Verbreitung der stärkelösenden Fermente nach den Untersuchungen von BARANETZKY (I) nicht bezweifelt werden kann, so bleibt es doch auf alle Fälle fraglich, ob wir auch in denjenigen Zellen, in denen es sich lediglich um eine schnelle Ablagerung von Reservestärke handelt, stets eine partielle Auflösung der Stärke annehmen können. Die MEYER'schen Beobachtungen an *Iris*-Rhizomen, bei denen es sich stets um lange Zeiträume handelt und bei denen noch durch die wachsenden Wurzeln Complikationen herbeigeführt werden, können in dieser Richtung natürlich nur relativ geringe Beweiskraft beanspruchen.

Einen weiteren Beweis gegen die Appositionstheorie sieht nun NAEGELI darin, dass in einigen Fällen wachsende Körner lange Zeit vollkommen homogen bleiben, später aber Schichten erkennen lassen, die kleiner sind, als die jungen, noch homogenen Körner. NAEGELI (V, 221) hat diese Beobachtung namentlich an den in den Schuppen von *Dentaria* und den Oogonien der Characeen enthaltenen Stärkekörnern gemacht. Derartige Veränderungen im Innern der Stärkeörner stehen nun offenbar mit der Intussusceptionstheorie in vollem Einklang, dürften sich aber nach der Appositionstheorie nur sehr schwer erklären lassen. Die einzig mögliche Annahme scheint mir die zu sein, dass die jungen Körner nur scheinbar homogen waren und dass die schon vorher an ihnen vorhandene Schichtung erst später durch Fermentwirkung deutlich sichtbar gemacht wird. Auf alle Fälle wäre aber diese Annahme durch Beobachtungen näher zu begründen.

Sodann fehlt es für die Anhänger der Appositionstheorie noch gänzlich an einer exacten Erklärung für die in manchen Stärkekörnern während des Wachsthums auftretenden Risse, die mit der NAEGELI'schen Theorie vollkommen im Einklang stehen.

Ganz unvereinbar mit der Appositionstheorie sind endlich die von NAEGELI (V, 219) gemachten Beobachtungen, dass die jungen Körner häufig eine andere Gestalt haben, als die eingeschlossenen Schichten der älteren, und dass in diesen häufig Schichtencomplexe beobachtet werden, die frei als selbständige Körner gar nicht vorkommen. Ich will jedoch bemerken, dass einige der von NAEGELI erwähnten Fälle neuerdings von SCHIMPER (V, 207) mit abweichendem Resultate nachuntersucht wurden und dass mir somit in dieser Hinsicht eine erneute ausgedehntere entwicklungsgeschichtliche Untersuchung geboten erscheint.

Ebenso dürfte auch eine eingehendere Untersuchung über die Entstehung und das Wachsthum der zusammengesetzten und halbzusammengesetzten Stärkekörner sehr willkommen sein, wenn es auch nach den Untersuchungen von SCHIMPER (IV u. V) bereits als sehr wahrscheinlich angesehen werden kann, dass in dieser Beziehung die NAEGELI'schen Anschauungen aufzugeben sind. NAEGELI nahm nämlich an, dass dieselben durch innere Differenzierung aus einem einzigen ursprünglich homogenen Korne entstehen sollten und dass nur ausnahmsweise durch Verschmelzung einzelner Stärkekörner zusammengesetzte Stärkekörner entständen, die er dann als unechte zusammengesetze Stärkekörner bezeichnete.

Dahingegen hat nun SCHIMPER für eine ganze Anzahl von Pflanzen die Ent-

stehung der zusammmengesetzten Stärkekörner durch nachträgliche Verschmelzung von einzelnen Körnern nachgewiesen und eine ähnliche Entstehungsweise auch für die halbzusammengesetzten Körner zum mindesten sehr wahrscheinlich gemacht. Dieselben sollen nach SCHIMPER einfach durch Verwachsung einzelner Körner, die dann durch gemeinsame Schichten umlagert werden, entstehen.

Ich bemerke jedoch, dass, wenn weitere Untersuchungen ergeben sollten, dass die zusammengesetzten Stärkekörner ganz allgemein in der von SCHIMPER angegebenen Weise entstehen sollten, damit ein Beweis gegen die Intussusceptionstheorie noch nicht erbracht sein würde. Ebenso dürfte nach dieser auch eine Erklärung für die Entstehungsweise der halbzusammengesetzten Stärkekörner nicht schwer fallen. Nur würde dann allerdings die Intussusceptionstheorie einer ihrer beweiskräftigsten Stützen, die NAEGELI daraus abgeleitet hatte, dass bei halbzusammengesetzten Körnern die Kerne nachträglich sich noch von einander entfernen sollen, beraubt werden.

7. Auflösung der Stärkekörner. Die Auflösung der Stärkekörner innerhalb der lebenden Pflanze findet, wie man namentlich an keimenden Samen leicht konstatiren kann, bei den verschiedenen Pflanzen in sehr verschiedener Weise statt. Bald beginnt die Lösung im Innern des Kornes und schreitet von dort aus nach aussen fort; bald wird umgekehrt die Oberfläche zuerst angegriffen und zwar meist nicht in allen Theilen gleichzeitig, vielmehr beginnt die Lösung meist an einzelnen Punkten der Oberfläche, von denen sie sich dann in radialer und tangentialer Richtung ausbreitet. Häufig lässt sich auch deutlich konstatiren, dass die Lösung der weicheren Schichten viel schneller erfolgt, als die der dichteren. Sodann kann auch durch Risse eine ungleichmässige Lösung der Stärkekörner bewirkt werden. In manchen Fällen geht endlich der vollständigen Lösung der Stärke eine chemische Umwandlung voraus, in Folge deren dieselben mit Jod nicht mehr eine blaue, sondern eine mehr röthliche oder gelbe Farbe zeigen; wie bereits bemerkt wurde, beruht diese abweichende Färbung auf der Bildung von Amylodextrin und Dextrin.

Der Lösungsmodus der Stärkekörner einer Pflanze ist nun jedenfalls wohl hauptsächlich von der feineren Structur derselben abhängig; ausserdem können aber auch wohl durch die verschiedene Wirkungsweise, namentlich die verschiedene Concentration der lösenden Fermente Verschiedenheiten bewirkt werden. Bezüglich der letzteren wurde nun von BARANETZKY (I) der Nachweiss geliefert, dass Fermente, die in gleicher Weise wirken, wie die Diastase der keimenden Getreidesamen, mit der sie auch entweder alle identisch sind, oder doch jedenfalls in eine Gruppe gehören, in allen den Theilen, in denen eine Lösung von Stärke stattfindet, anzutreffen sind. Dieselben lassen sich aus den betreffenden Pflanzentheilen mit Wasser extrahiren und aus dieser Lösung durck Alkohol wieder fällen.

BARANETZKY zeigte ferner, dass die wässrige Lösung der so gewonnenen Fermente auch auf die unveränderten Stärkekörner bei gewöhnlicher Temperatur einzuwirken im Stande ist; allerdings findet diese Lösung viel langsamer statt, als die Lösung von Kleister oder die Lösung von Stärkekörnern bei erhöhter Temperatur. Doch werden durch die stärkeumbildenden Fermente auch die Stärkekörner verschiedener Pflanzen mit sehr verschiedener Schnelligkeit angegriffen. Am leichtesten soll nach BARANETZKY die Stärke von *Polygonum Fagopyrum* in Lösung gebracht werden, während die Kartoffel- und Reisstärke am längsten der Lösung widerstehen sollen. Bedeutend beschleunigt wird die Diastase-

wirkung durch Anwesenheit geringer Säuremengen und durch Erhöhung der Temperatur. Die pag. 585 erwähnten Amylodextrin-Skelette können jedoch am besten durch das im Speichel enthaltene Ferment (Ptyalin) oder durch die langsame Einwirkung verdünnter Mineralsäuren gewonnen werden.

2. Rhodophyceen- und Phaeophyceenstärke.

Während bei den Rhodophyceen, wie bereits erwähnt wurde, echte Stärkekörner fehlen, findet man in den Zellen derselben meist farblose Körnchen, die sich gegen Lösungsmittel wie echte Stärkekörner verhalten, sich von diesen aber dadurch unterscheiden, dass sie mit Jod nur eine gelbbraune bis braunrothe Farbe annehmen. Diese Körnchen, die man gewöhnlich als Florideen- oder Rhodophyceenstärke bezeichnet, unterscheiden sich ferner noch dadurch von der gewöhnlichen Stärke, dass sie nachweislich stets im Cytoplasma gebildet werden (cf. SCHMITZ VIII, 151, und SCHIMPER III, 199). Eine genauere chemische Untersuchung über die Substanz der Florideenstärke fehlt zur Zeit noch.

Ob bei den Phaeophyceeen auch stärkeähnliche Körner vorkommen, lässt sich nach den in der Literatur vorliegenden divergirendeu Angaben nicht entscheiden. Während nämlich SCHMITZ (VIII, 154, und X, 60) angiebt, dass im Cytoplasma der Phaeophyceenzellen ebenso, wie bei den Rhodophyceen farblose Körnchen enthalten seien, die sich im Allgemeinen wie die Rhodophyceenstärke verhielten und in Wasser unlöslich wären, sich mit Jod aber gar nicht färbten, sollen nach BERTHOLD (VI, 57) bei den Phaeophyceen nur stark lichtbrechende Gebilde vorkommen, die in destillirtem Wasser leicht löslich sein und aus Eiweissstoffen bestehen sollen.

3. Paramylon.

Ebenso wie die Rhodo- und Phaeophyceen sind auch die Euglenaceen dadurch ausgezeichnet, dass ihnen die Fähigkeit der Stärkebildung abgeht; man beobachtet im Cytoplasma der Euglenen aber ebenfalls farblose Körnchen, die als Paramylon bezeichnet werden. Gebilde mit gleichem chemischen Verhalten wie das Paramylon der Englenaceen sind ausserdem noch von ZOPF (I, 17) in den Amoeben und Cysten von *Leptophrys vorax* nachgewiesen worden.

Die Paramylonkörner unterscheiden sich nun von den Stärkekörnern dadurch, dass sie durch Jodlösungen nicht gefärbt werden und überhaupt nicht tinctionsfähig sind. Ausserdem führt KLEBS (II, 40) als charakteristisch für die Paramylonkörner an, dass dieselben in 5% Kalilauge noch ganz unverändert bleiben und nicht aufquellen, während sie schon in 6% Kalilauge sich unter starker Quellung sofort auflösen. Eine genauere chemische Analyse über die Paramylonkörner fehlt zur Zeit noch, doch spricht das gesammte Verhalten derselben, namentlich auch die Beziehung zwischen der Anhäufung des Paramylon zur Assimilation und dem Verbrauch der plastischen Stoffe, dafür, dass die Paramylonkörner der ächten Stärke auch in chemischer Hinsicht sehr nahe stehen.

Die Gestalt der Paramylonkörner zeigt bei den verschiedenen Arten eine nicht unbeträchtliche Mannigfaltigkeit. Am häufigsten sind rundlich scheibenförmige und stabförmig verlängerte Körner. Die letzteren besitzen theils kreisförmigen Querschnitt, theils sind sie in einer Richtung bandartig verbreitet. Von besonderem Interesse sind aber die ringförmigen Paramylonkörner; dieselben sind bald kreisförmig, bald in die Länge gestreckt und besitzen je nach der Art einen sehr verschieden weiten Ausschnitt (cf. SCHMITZ, X).

Bei manchen Euglenaceen sind zwei verschiedene Arten von Paramylon-

körnern zu beobachten, die sich einerseits durch ihre verschiedene Grösse, andererseits durch den verschiedenen Ort der Entstehung von einander unterscheiden; und zwar werden die grösseren zwischen der Chromatophorenschicht und der Zellwand, die kleineren aber im Innern der Zelle gebildet. Die Paramylonkörner der ersteren Art sind auch meist in geringer für die betreffende Art constanter Anzahl und ganz bestimmter Lagerung in jedem einzelnen Individuum anzutreffen.

In ihrer feineren Structur stimmen die Paramylonkörner insofern mit den Stärkekörnern überein, als sie häufig deutliche Schichtung zeigen und im Innern einen Kern von geringerer optischer Dichtigkeit besitzen. Die Schichtung soll nach KLEBS (II, 41) bei ganz allmählicher Quellung selbst in den kleinsten Paramylonkörnern sichtbar werden.

Die Entstehung der Paramylonkörner geschieht stets im Cytoplasma und, wenn dieselben auch meist den Chromatophoren anliegen, so fehlen doch stets direkte Beziehungen zwischen der Lagerung der Chromatophoren und der Gestalt der Paramylonkörner. So erstrecken sich z. B. die grossen Paramylonkörner vieler Euglenaceen über mehrere Chromatophoren, ohne ihre regelmässige Gestalt einzubüssen. Es spricht dies unzweifelhaft dafür, dass die Chromatophoren bei der Bildung der Paramylonkörner jedenfalls nur in viel indirekterer Weise betheiligt sein können, als bei der Bildung der Stärkekörner.

Erwähnen will ich noch, dass die grossen Paramylonkörner nach SCHMITZ (X) bei manchen Arten an der Oberfläche von Pyrenoiden gebildet werden.

Wie die Stärkekörner können auch die Paramylonkörner durch Verdunkeln zum Verschwinden gebracht werden; wie von SCHMITZ (X, 57) beobachtet wurde, werden dann bei den linsenförmigen Körnern häufig zuerst die mittleren Partien gelöst, so dass ringförmige Gebilde entstehen, die bei anderen Arten, wie bereits bemerkt wurde, ganz normal vorkommen.

4. Cellulinkörner.

Als Cellulinkörner bezeichnete PRINGSHEIM (III) diejenigen Gebilde, die er zuerst in den Schläuchen verschiedener Saprolegniaceen aufgefunden hat. Dieselben sind bald einzeln, bald in grosser Anzahl innerhalb eines Schlauches anzutreffen und bilden in jüngeren Stadien scheibenförmige oder polyedrische Plättchen, während die grösseren Körner mehr der Kugelform angenäherte Gestalten zeigen.

Die von PRINGSHEIM angeführten Reactionen zeigen, dass die Cellulinkörner weder aus Proteinstoffen noch aus Stärke bestehen können: sie bleiben in Jodlösungen ungefärbt und sind selbst in concentrirter Kalilauge unlöslich. Namentlich ihre Löslichkeit in concentrirter Schwefelsäure und Zinkchloridlösung macht es aber immerhin wahrscheinlich, dass die Cellulinkörner mit der Cellulose und Stärke in chemischer Hinsicht verwandt sind.

PRINGSHEIM betrachtet die Cellulinkörner als Nebenprodukte des Stoffwechsels, da eine spätere Auflösung derselben niemals constatirt werden konnte. Sie können jedoch insofern eine biologische Bedeutung erlangen, als sie durch Verschmelzung mit der Cellulosemembran einen Abschluss der Mycelschläuche nach der Zoosporenbildung bewirken.

Kapitel 13.

Die übrigen festen Einschlüsse der Zelle.

In diesem Kapitel sollen die sämmtlichen, noch nicht besprochenen festen Inhaltsbestandtheile der Pflanzenzellen eine eingehende Behandlung finden. Da diese Substanzen zum Theil aber auch der Zellmembran eingelagert oder aufgelagert sind, werde ich, um Wiederholungen zu vermeiden, auch zugleich die der Zellmembran eingelagerten und aufgelagerten fremdartigen anorganischen Substanzen mit besprechen, obwohl diese wohl logischer erst nach Besprechung der Zellmembran behandelt werden würden.

1. Fettkrystalle.

Obwohl Fette bekanntlich im Pflanzenkörper eine grosse Verbreitung besitzen und namentlich in der Mehrzahl der Samen den einzigen stickstofffreien Reservestoff darstellen, sind Fettkrystalle bisher nur in ganz wenigen Fällen innerhalb lebender Pflanzenzellen beobachtet worden. Die meisten Pflanzenfette sind eben bei gewöhnlicher Temperatur flüssig und gehören somit in die Klasse der fetten Oele.

Fettkrystalle wurden jedoch von PFEFFER (II, 485) in den Zellen des Samens *Elaeis guineensis, Bertholletia excelsa* und *Myristica moschata* beobachtet. Sie bilden in diesen langgestreckte Nadeln, die meist büschelförmig oder strahlig angeordnet sind und häufig geringe Krümmungen zeigen. Es lassen sich diese Gebilde daran leicht als Fettkrystalle erkennen, dass sie beim Erwärmen zusammenschmelzen und in Benzol leicht löslich sind.

2. Feste Farbstoffausscheidungen.

Ausser den bereits besprochenen in den Chromoplasten enthaltenen Farbstoffkrystallen sind feste Ausscheidungen von Farbstoff nur innerhalb des Zellsaftes beobachtet und besitzen stets eine blaue oder violette Farbe. Sie treten entweder als Aggregate amorpher kleiner Körner auf oder in Form kleiner Kryställchen, die dendritenartig oder radialstrahlig aneinander gelegt sind.

Derartige Farbstoffausscheidungen sind von WEISS (II) in den Zellen des Fruchtfleisches von *Solanum nigrum* und *Passiflora* spec. und der Blüthenblätter von *Delphinium elatum* beobachtet. Nach SCHIMPER (I, 8) finden sie sich auch in den an der Basis der Petala von *Glaucium fulvum* gelegenen Zellen.

Man nimmt gewöhnlich an, dass diese Gebilde einfach aus dem auskrystallisirten Ueberschuss des im Zellsaft enthaltenen Farbstoffes bestehen. Es scheint mir jedoch bemerkenswerth, dass dieselben mit den Ausscheidungen, die PFEFFER (V) innerhalb verschiedener lebender Pflanzen durch Eintragen derselben in sehr verdünnte Methylenblaulösung künstlich hervorrief, grosse Aehnlichkeit haben und dass sie — wenigstens nach den Abbildungen von WEISS zu schliessen — ebenso wie jene auch innerhalb ganz farblosen Zellsaftes vorkommen können.

3. Schwefel.

Ausscheidungen von Schwefel im Innern von lebenden Pflanzenzellen wurden bisher nur in einigen Spaltpilzen aufgefunden, die, wie die Beggiatoen, in Substraten, die reich sind an faulenden organischen Substanzen, vegetiren.

Der Schwefel erscheint in diesen in Form stark lichtbrechender Körnchen, die meist nur in geringer Grösse und Anzahl vorhanden sind, bei älteren Individuen aber häufig den Innenraum der Zellen fast ganz ausfüllen.

Die Schwefelkörper sind unlöslich in Wasser und Salzsäure, aber löslich im Ueberschuss von Alkohol, sowie in heissem Kali oder schwefligsaurem Natron; Salpetersäure und chlorsaures Kali lösen dieselben schon bei gewöhnlicher Temperatur, ebenso Schwefelkohlenstoff, nur muss dem letzteren der Eintritt in die Zellen zuvor durch Tödtung derselben durch Schwefelsäure oder Eintrocknenlassen ermöglicht werden (cf. Cohn III, 177).

4. Calciumoxalatkrystalle.

Der oxalsaure Kalk besitzt im Pflanzenreich eine sehr grosse Verbreitung, fast alle innerhalb der Pflanzenzelle auftretenden Krystalle bestehen aus diesem Salze. Es sind denn auch in der That unter den Phanerogamen nur wenige Pflanzen bekannt, denen Calciumoxalatkrystalle gänzlich fehlten, und es würde viel zu weit führen, wenn ich die in der Literatur vorliegenden Angaben über die Verbreitung des Calciumoxalats hier anführen wollte (cf. Sanio I, Gulliver I und de Bary III, 144).

Der oxalsaure Kalk fehlt übrigens auch den niedrigeren Gewächsen nicht; so werden von de Bary (I, 11 u. 439) eine grosse Anzahl von Pilzen und Flechten namhaft gemacht, bei denen das genannte Salz allerdings meist der äusseren Zellmembran aufgelagert, nur selten im Innern der Zellen enthalten ist. Neuerdings hat ferner Zopf (I, 72) in einigen Monadinen die genannte Verbindung beobachtet; auch in einigen Algen ist dieselbe bereits angetroffen (Klein IV, 315).

Die Calciumoxalatkrystalle sind nun ferner bei den höheren Gewächsen keineswegs auf bestimmte Organe oder Gewebe beschränkt, sie finden sich vielmehr sowohl in der Wurzel, als auch im Stengel und Blatte, in der Epidermis, dem Mark, im Holz, sowie in der primären und sekundären Rinde. Im Allgemeinen ist allerdings namentlich die Rinde der Dicotylen durch besonderen Reichthum an Calciumoxalatkrystallen ausgezeichnet.

Welche Funktion dem oxalsauren Kalk im Chemismus der Pflanze zukommt, lässt sich aus den in dieser Hinsicht vorliegenden Untersuchungen noch nicht entnehmen. Sicher ist aber, dass die Krystalle jedenfalls in den meisten Fällen unverändert am Ort ihrer Entstehung verharren und nicht wieder in den Stoffwechsel der Zelle eintreten. Allerdings liegen auch einige Beobachtungen vor, nach denen bei verschiedenen Pflanzen später eine Auflösung der Calciumoxalatkrystalle stattfinden soll, es scheinen mir dieselben aber noch um so mehr der Bestätigung bedürftig, als die Nachuntersuchungen anderer Autoren zum Theil bereits zu abweichenden Ergebnissen geführt haben (cf. Pfeffer III, 302).

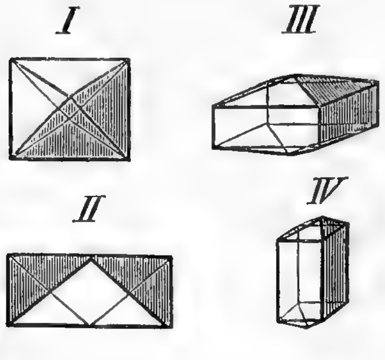
Zum mikrochemischen Nachweis des oxalsauren Kalkes bedient man sich namentlich auf Vorschlag von Sanio (I, 254) folgender Reactionen: zunächst ist derselbe unlöslich in Wasser und Essigsäure, löslich dagegen in Salzsäure, Salpetersäure und Schwefelsäure. Bei der Behandlung mit dem letztgenannten Reagens schiessen nach kurzer Zeit meist in einiger Entfernung vom Präparate die charakteristischen Gypsnadeln an. Bei der Behandlung mit Kalilauge bleibt der oxalsaure Kalk zunächst unverändert; wie von Sanio (I, 254) beobachtet wurde, wird derselbe aber nach 6—8 Stunden plötzlich gelöst, und es bilden sich in der umgebenden Flüssigkeit neue Krystalle, die die Form von sechsseitigen Tafeln haben, deren chemische Zusammensetzung aber noch nicht ermittelt ist.

Beim Glühen der Krystalle, das am besten auf einem auf Platinblech gelegten Deckgläschen geschehen kann, wird der oxalsaure Kalk zunächst in kohlensauren Kalk und dann in Calciumoxyd verwandelt. Die Krystalle behalten übrigens beim Glühen ihre ursprüngliche Gestalt vollkommen bei, werden aber undurchsichtig und erscheinen in Folge dessen bei durchfallendem Lichte schwarz, während sie bei der am besten mit Hilfe des Abbé'schen Beleuchtungsapparates hervorgebrachten Dunkelfeldbeleuchtung ihre vollkommen weisse Farbe erkennen lassen. Lösen sich nun die Krystalle nach dem Glühen in Essigsäure ohne Entwicklung von Gasblasen, so zeigt dies an, dass eine Verwandlung derselben in Calciumoxyd stattgefunden hat. Diese Verwandlung dürfte jedenfalls in den meisten Fällen eintreten, womit allerdings nicht gesagt werden soll, dass nicht bei vorsichtigem Glühen auch kohlensaurer Kalk erhalten werden könnte.

Die Gestalt, in der der oxalsaure Kalk in der Pflanze angetroffen wird, ist eine sehr mannigfache; und zwar tritt derselbe bald in Form von wohlausgebildeten Krystallen auf, die eine genaue krystallographische Bestimmung zulassen, bald in Gestalt von Drusen, feinen Nadeln oder winzigen Splittern, an denen sich irgendwelche krystallographisch wichtigen Flächen oder Winkel nicht mehr nachweisen lassen; endlich sind auch Sphaerokrystalle und ähnliche Gebilde, die ebenfalls aus oxalsaurem Kalk bestehen sollen, beschrieben worden.

Was nun zunächst die regelmässig ausgebildeten Krystalle anlangt, so gehören dieselben ebenso wie die künstlich dargestellten Krystalle von Calciumoxalat entweder dem tetragonalen oder dem monosymmetrischen Krystallsystem an, und zwar haben die Analysen der künstlich dargestellten Krystalle ergeben, dass die tetragonalen Formen 3, die monosymmetrischen aber 1 Molekül Krystallwasser enthalten.

Ueber die äusseren Bedingungen, unter denen die Krystalle des einen oder anderen Systems auftreten, liegen namentlich einige Experimente von Vesque (I) vor, die jedoch zu einem abschliessenden Resultate noch nicht geführt haben. Ebenso ist es auch noch nicht ermittelt, welche Ursachen in der Pflanzenzelle das Auftreten des einen oder anderen Systems veranlassen. Uebrigens fand ich im Parenchym älterer Blattstiele von *Peperomia argyrea* tetragonale und monosymmetrische Krystalle innerhalb ein und derselben Zelle.



(B. 557.) Fig. 21.

Tetragonale Krystalle von Calciumoxalat aus dem Schwammparenchym von *Tradescantia discolor* (530).

Die Krystalle des tetragonalen Systems, die z. B. in alten Blättern von *Tradescantia discolor* im Hypoderm und Assimilationsgewebe in grosser Menge und regelmässiger Ausbildung angetroffen werden (cf. Fig. 21), treten zunächst sehr häufig in Gestalt von flachen Pyramiden auf; dieselben sind, wenn die Hauptachse vertikal steht, einem Briefumschlag nicht unähnlich; stehen jedoch 2 Flächen genau vertikal, so erhält man das in Fig. II dargestellte Bild, das man gleichfalls sehr häufig im Mikroskop beobachtet. Ausser der Pyramidenfläche findet man ferner auch häufig die Prismenflächen ausgebildet, meist in Combination mit den Pyramidenflächen (Fig. III u. IV), seltener mit der Basis combinirt.

Die Untersuchung der tetragonalen Krystalle im polarisirten Lichte zeigt, dass die optische Elasticität in der Richtung der Hauptachse die grösste ist und dass die tetragonalen Krystalle somit optisch negativ sind. Was die Stärke der

Anisotropie anlangt, so soll dieselbe nach HOLZNER (I, 22) die gleiche sein, wie die eines 3,2 mal dickeren Gypsplättchens.

Von den dem monosymmetrischen Systeme angehörenden Krystallen, die z. B. in den Blättern von *Cycas*, *Iris* und *Citrus* enthalten sind, sind in Figur 22 die häufigsten Formen zusammengestellt. Unter diesen stellt zunächst der in Figur I abgebildete Krystall, der die Gestalt eines Rhomboëders hat, eine Combination von Prisma und basischem Pinakoid dar. Nach Messungen von HOLZNER (I) beträgt an demselben der ebene Flächenwinkel *a b c* 71° 36′, der Winkel zwischen der Kante *b d* und der Diagonale *d e* aber 70° 32′.

Die rhombische Tafel (Figur II) lässt sich aus der Figur I einfach durch Verkürzung der Prismenfläche ableiten; durch Hinzutreten des Klinopinakoids entstehen dann aus diesen die in den Figuren III u. IV abgebildeten Krystalle. Dadurch, dass 2 Krystalle von der in Fig. IV abgebildeten Gestalt in der Weise mit einander verwachsen, dass die Basis die Zwillingsebene bildet, entstehen sodann Zwillinge wie Fig. V. Dieselben sind innerhalb der Pflanzenzellen sehr häufig anzutreffen und wurden früher meist für Gypskrystalle gehalten, obwohl sie sich von diesen nicht unbeträchtlich durch die Grösse der Winkel unterscheiden. Während nämlich der leicht zu messende Winkel *x y z* von HOLZNER bei den Calciumoxalatkrystallen zu 141° 3′ bestimmt wurde, beträgt der entsprechende Winkel bei den zumeist auftretenden Zwillingskrystallen des Gypses nach HAUSHOFER (I, 34) 104°, bei den nach einer anderen Zwillingsebene gebildeten Krystallen, die übrigens bedeutend seltener sind, 130°.

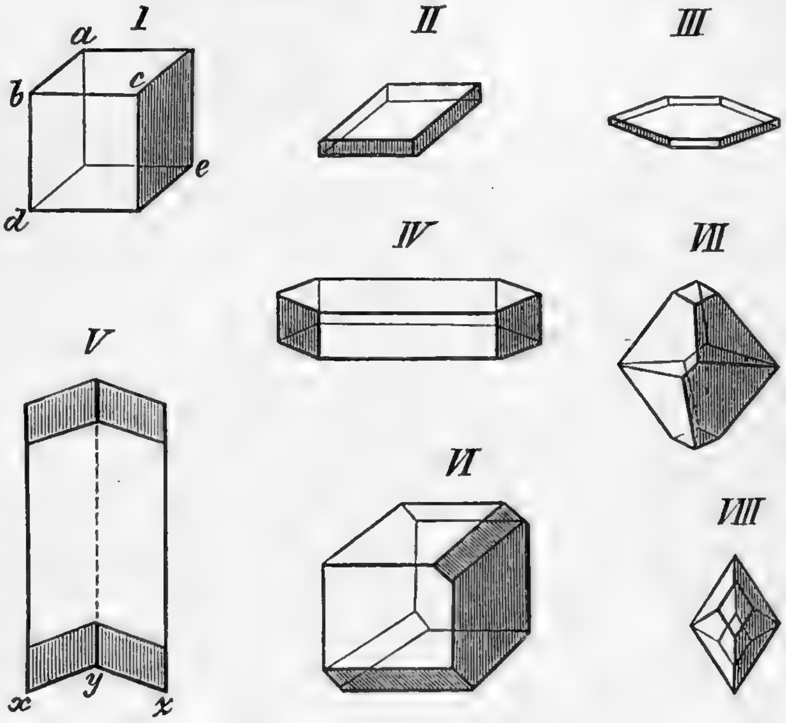


Fig 22. (B. 558.)
Monosymmetrische Krystalle von Calciumoxalat. I *Cycas circinalis*. III *Musa paradisiaca*. IV und V *Guayacum officinale*. VI *Citrus medica*. VII u. VIII *Citrus vulgaris* (400). I—VI nach HOLZNER, VII u. VIII nach PFITZER.

Der Fig. VI abgebildete Krystall ist sodann aus Fig. I durch Combination mit einer Hemipyramide abzuleiten.

Die octaëderähnliche Fig. VII stellt höchst wahrscheinlich die Combination der positiven und negativen Hemipyramide mit der Basis dar. Dasselbe gilt vielleicht auch von dem Fig. VIII abgebildeten Krystalle; es ist jedoch auch sehr wohl möglich, dass derselbe als eine Combination des Prismas mit einer Hemipyramide und dem Klinopinakoid aufzufassen ist, eine Combination, die an Gypskrystallen häufig angetroffen wird. Eine sichere Entscheidung in dieser Hinsicht würde sich natürlich nur durch genaue Winkelmessungen an den betreffenden Krystallen erbringen lassen, die zur Zeit noch fehlen.

Wahrscheinlich gehören zum monosymmetrischen Krystallsystem endlich auch die kreuzförmigen Krystalle, die in den Zellen von *Spirogyra setiformis* in reicher

Menge angetroffen werden und, wie namentlich von FISCHER (VI, 168) nachgewiesen wurde, aus Calciumoxalat bestehen.

Die monosymmetrischen Krystalle sind den tetragonalen gegenüber durch eine viel bedeutendere optische Anisotropie ausgezeichnet; nach Beobachtungen von HOLZNER sollen dieselben eine 13mal stärkere Wirkung auf das polarisirte Licht ausüben, als ein gleich dickes Gypsplättchen und somit ca. 4 mal stärker wirken, als die tetragonalen Krystalle. Auf Grund dieser Thatsache hat denn auch HOLZNER den Schluss gezogen, dass die ebenfalls durch starke Anisotropie ausgezeichneten Raphiden dem monosymmetrischen Krystallsystem angehören, wenn auch eine genauere krystallographische Bestimmung derselben nicht möglich ist. Erwähnen will ich noch an dieser Stelle, dass die Raphiden zuweilen deutlich gefärbt erscheinen, offenbar in Folge davon, dass bei der Krystallisation Farbstoffe mit niedergerissen werden. Diese Raphiden zeigen dann auch einen ganz bedeutenden Pleochroismus (cf. pag. 551). So erschienen z. B. die im Blattstiel von *Alocasia odorum* enthaltenen Raphidenbündel beim Drehen derselben über dem Analysator in einer Stellung fast vollkommen farblos, in der dazu senkrechten aber dunkelbraun mit einem bläulichen Schimmer.

Die Krystalldrusen gehören, wie Uebergangsformen zu einfachen Krystallen häufig deutlich erkennen lassen, theils dem tetragonalen, theils dem monosymmetrischen Krystallsystem an.

Sphaerokrystalle von Calciumoxalat wurden zuerst in den Mycelzellen von *Phallus caninus* aufgefunden (cf. DE BARY I, 11). Unter den Phanerogamen sind sodann ähnliche Gebilde, die höchst wahrscheinlich zum grössten Theil aus Calciumoxalat bestehen, von HEGELMAIER (III, 296) bei *Elisanthe noctiflora* und *Silene Cucubalus* beobachtet, bei denen sie der Samenschale aufgelagert sein sollen. Neuerdings hat jedoch MOEBIUS (I) bei einigen *Cacteen (Phyllocactus, Cereus* etc.) wohl ausgebildete Sphaerokrystalle von Calciumoxalat auch im Innern lebender Zellen aufgefunden. Dieselben sollen übrigens stets nur an ganz bestimmten Stellen auftreten und auch keineswegs bei allen Arten der genannten Familie anzutreffen sein.

Verwandt mit den Sphaerokrystallen sind endlich wohl auch die von I. KLEIN (III, 338) im Fruchtkörper von *Pilobolus* aufgefundenen stabförmigen Gebilde, die häufig an den Enden keulenartig angeschwollen oder auch zu mehren kreuzartig vereinigt sind und ebenfalls aus oxalsaurem Kalk bestehen sollen.

Die Entstehung der Calciumoxalatkrystalle erfolgt wohl jedenfalls in den meisten Fällen innerhalb des Cytoplasmas. Hierfür spricht auch die leicht zu beobachtende Thatsache, dass die meisten Krystalle, wenn sie langsam in verdünnnter Salzsäure gelöst werden, eine aus Proteïnstoffen bestehende Hülle zurücklassen, die namentlich nach Jodzusatz deutlich hervortritt. Bei den Krystalldrusen findet man auch häufig, wie schon SANIO (I) angiebt, einen ebenfalls aus Proteïnstoffen bestehenden Kern, der durch die gleiche Behandlungsweise sichtbar gemacht werden kann.

Den plasmatischen Einschlüssen des Plasmakörpers, dem Zellkern und den Chromatophoren, fehlen dagegen Calciumoxalatkrystalle gänzlich und auch die in den Proteïnkörnern auftretenden Krystalle entstehen, wie bereits pag. 573 hervorgehoben wurde, stets im Cytoplasma und werden erst nachträglich von der Grundmasse der Proteïnkörner umhüllt.

In anderen Fällen dürften jedoch die Calciumoxalatkrystalle im Zellsaft entstehen. Jedenfalls lässt sich im ausgebildeten Zustande der Krystalle häufig ein Zusammenhang derselben mit dem Plasmakörper nicht mehr nachweisen; auch

konnte ich z. B. an den Krystallen des Blattes von *Tradescantia discolor* keine Spur einer plasmatischen Umhüllung auffinden.

Im Gegensatz zu den soeben erwähnten Pflanzen werden jedoch bei anderen die Krystalle im ausgebildeten Zustande von einer Cellulosemembran vollkommen eingehüllt, die sich entweder der Zellmembran direkt anlegt oder durch Cellulosebalken mit dieser in Verbindung steht (cf. Fig. 23, III u. IV). Derartige Krystalle wurden zuerst von ROSANOFF (I) im Mark von *Kerria japonica* und *Ricinus communis* und bei verschiedenen Aroideen aufgefunden; später wurden dieselben aber noch von verschiedenen Autoren in anderen Pflanzen beobachtet (DE LA RUE (I) *Hoya carnosa*; PFITZER IV: *Citrus vulgaris* und Rinde von *Salix aurita, Populus italica* u. a. Laubbäumen; POULSEN I: Fruchtfleisch von *Rosa,* Blattstielbasis der Phaseoleen; von HÖHNEL III, 592: *Quercus Suber*, Korkzellen; LE M. MOORE (I, 622). Endosperm von *Manihot Glaziovii).*

Die Zellstoffumhüllungen kommen bei *Citrus vulgaris* nach den Untersuchungen von PFITZER (IV) derartig zu Stande, dass die frei im Cytoplasma entstandenen Krystalle zunächst allseitig von einer Cellulosemembran umgeben werden, die erst nachträglich mit der äusseren Zellmembran, die sich auf der dem Blattinneren zugewandten Seite ringförmig verdickt, verschmilzt.

Eine sehr abweichende Entwicklungsgeschichte wird jedoch von DE LA RUE (I) für die an Cellulosebalken suspendirten Krystalle von *Pothos* angegeben. Es soll sich hier nämlich zunächst eine Falte an der Zellwand bilden, die allmählich zu einem schlauchartigen Körper heranwächst, in dessen Inneren sodann körniger Inhalt auftritt, der sich schliesslich in eine Krystalldrüse verwandelt.

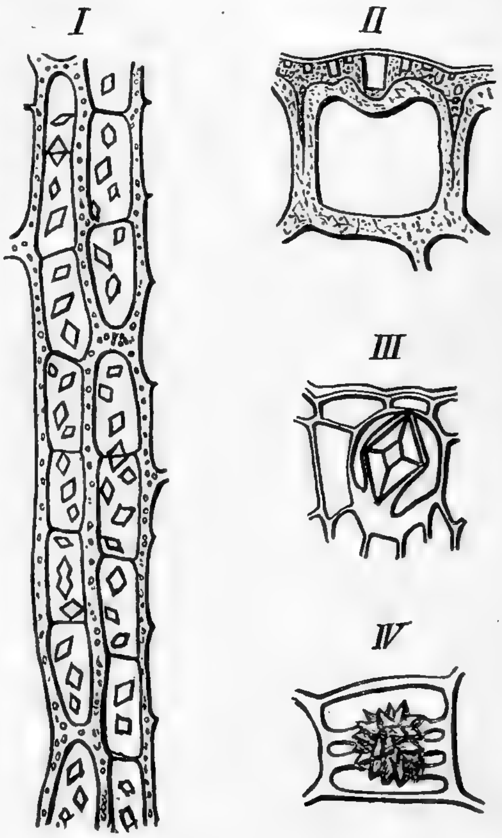


Fig. 23. (B. 559.)

I u. II Epidermis von *Dracaena reflexa.* I Flächenansicht (400), II Querschnitt (1200). III Querschnitt der oberen Epidermis und der darunter liegenden Schicht eines Blattes von *Citrus vulgaris* (400). IV Markzelle von *Kerria japonica.* I bis III nach PFITZER; IV nach ROSANOFF.

Während sich nun in den soeben besprochenen Fällen die Calciumoxalatkrystalle immer noch im Inneren der Zelle befanden, sind nun endlich bei einer Anzahl von Pflanzen die Krystalle der die Zelle nach aussen abschliessenden Zellmembran eingelagert. So hat namentlich SOLMS-LAUBACH (I) nachgewiesen, dass bei den *Coniferen* solche Einlagerungen sehr verbreitet sind: sie finden sich namentlich häufig in den Radialwänden der Rinde (alle *Cupressineen* u. a.), in den Membranen der stark verdickten Bastzellen *(Taxus, Welwitschia* u. a.) und in den Aussenwänden der Epidermiszellen *(Ephedra, Dammara* u. a.). In den Membranen der Epidermiszellen wurden von SOLMS Krystalle von oxalsaurem Kalk ausserdem bei *Sempervivum* und *Mesembryanthemum*-Arten aufgefunden; ebenso hat PFITZER (IV, 98) auch bei verschiedenen *Dracaena* spec. *(D. reflexa, arborea, Draco* u. a.) in den Epidermiszellen Calciumoxalatkrystalle nachgewiesen; dieselben liegen hier, wie Fig. 23, I u. II, zeigt, innerhalb der Cuticularschichten. Von MARLOTH (I, 246 u. 254) wurden ferner Krystalle von oxalsaurem

Kalk auch in den Membranen der Samenschalen einer ganzen Anzahl von Pflanzen angetroffen (so z. B. bei *Chelidonium*). Schliesslich sind die erwähnten Krystalle auch in der Membran der eigenartigen Idioblasten nachgewiesen, die im Blattstiel und Stengel von *Nymphaea* und *Nuphar* wie Sternhaare in die grossen Intercellularräume hineinragen. Die Krystalle befinden sich hier stets dicht unter der Oberfläche und veranlassen die knötchenartigen Erhebungen derselben. Sie ragen jedoch nach den Untersuchungen von SCHENCK (I, 36) niemals frei nach aussen, sondern sind stets von einer feinen Membran überzogen.

Die Entwicklung der in der Membran enthaltenen Krystalle ist bei den verschiedenen Pflanzen eine verschiedene. Meist werden dieselben wohl jedenfalls einfach der Membran auf deren Innenseite aufgelagert und gelangen erst bei der nachträglichen Verdickung der Membran in das Innere derselben. Dies ist z. B. der Fall bei den Bastzellen von *Taxus* (cf. STRASBURGER I, 34) und nach SCHENCK (I) bei den Idioblasten von *Nymphaea*.

Wie jedoch zuerst von PFITZER (IV, 101) besonders hervorgehoben wurde, entstehen in den Wurzeln von *Biota* und *Juniperus virginiana* die in der Mittellamelle liegenden Krystalle im Innern der bereits beträchtlich verdickten Membran und ohne direkte Berührung mit dem Cytoplasma.

5. Calciumcarbonat.

Der kohlensaure Kalk besitzt zwar innerhalb des Pflanzenkörpers eine bedeutend geringere Verbreitung als der soeben besprochene oxalsaure Kalk, immerhin ist derselbe doch bereits in einer ganzen Anzahl systematisch zum Theil sehr entfernt stehender Pflanzen beobachtet. Allerdings findet sich der kohlensaure Kalk nur in wenigen Fällen im Innern der Zellen, meist ist er der Membran ein- oder aufgelagert.

Zum mikrochemischen Nachweis des Calciumcarbonates bedient man sich zunächst einer beliebigen Säure, die die Kohlensäure auszutreiben im Stande ist, wie z. B. Essigsäure oder Salzsäure. Bei Zusatz derselben entweicht natürlich die Kohlensäure in Blasenform. Von MELNIKOFF (I, 30) wurde jedoch darauf hingewiesen, dass es zum Nachweis geringer Kohlensäuremengen nothwendig ist, concentrirte Säuren anzuwenden und auch dafür zu sorgen, dass dieselben möglichst schnell auf den zu prüfenden Körper gelangen; offenbar wird ja die frei werdende Kohlensäure um so leichter, ohne in Blasenform ausgeschieden zu werden, von dem Präparationswasser absorbirt und durch Diffusion fortgeleitet werden können, je langsamer die Abscheidung derselben erfolgt.

Zur Nachweisung des Calciums kann zweckmässig die ebenfalls von MELNIKOFF vorgeschlagene Lösung von oxalsaurem Ammon, die mit einigen Tropfen Essigsäure angesäuert ist, dienen. Ein Zusatz dieser Lösung bewirkt die Bildung der charakteristischen Krystalle von oxalsaurem Kalk in der unmittelbaren Umgebung des in Lösung übergehenden kohlensauren Kalkes.

Was nun zunächst die oberflächlichen Kalkkrusten anlangt, die von verschiedenen Autoren an diversen Wasserpflanzen beobachtet sind, so erfordern dieselben hier keine weitere Berücksichtigung, da sie jedenfalls einfach von Aussen auf der Oberfläche niedergeschlagen werden. Auch die an verschiedenen Landpflanzen (Farnen, Saxifrageen und Plumbagineen cf. DE BARY III, 113) beobachteten Kalkschüppchen und Kalkkrusten sind für die Zellenlehre nicht von besonderem Interesse, wenn sie auch aus dem Innern des Pflanzenkörpers stammen und durch Verdunstung des aus den Wasserspalten (Saxifrageen) oder aus eigen-

artigen Drüsen (Plumbagineen, cf. VOLKENS I) abgeschiedenen kalkhaltigen Wassers entstehen.

In sehr verschiedener Weise kommen dagegen nach den Untersuchungen von COHN (IV, 35) die Kalkkrusten der Algen zu stande. Dieselben sind zunächst bei den *Characeen* sehr verbreitet und entstehen hier einerseits ebenfalls durch Auflagerung auf die Aussenseite der Zellmembran, andererseits soll aber auch stets kohlensaurer Kalk auf der Innenseite der Zellmembran abgeschieden werden; bei *Chara aspera* soll nach COHN die Kalkkruste sogar lediglich durch Auflagerung von Calciumcarbonat auf die Innenseite der Membran der Rindenzellen bewirkt werden. Bei *Halimeda* wird dagegen der kohlensaure Kalk in den Intercellularräumen abgelagert, während bei anderen Algen in der Intercellularsubstanz *(Hydrurus, Chaetophora* u. a.) oder in anderen Schichten der Membran *(Acetabularia)* die Abscheidung der genannten Verbindung stattfinden soll.

Abweichend von den bisher erwähnten Algen, bei denen die Kalkabscheidungen stets eine solche Grösse haben, dass sie unter dem Mikroskop leicht erkannt werden können, verhalten sich endlich *Corallina, Jania* u. a., bei denen eine so feine Vertheilung des Calciumcarbonates in der Membran stattfindet, dass es nicht möglich ist, einzelne Krystalle oder überhaupt irgend welche geformte Körper in der Membran nachzuweisen, die vielmehr gleichmässig mit kohlensaurem Kalk inkrustirt zu sein scheint. Die Zellmembran bleibt bei diesen Algen nach Auflösung des Calciumcarbonates durch verdünnte Säuren vollkommen erhalten, und es lassen sich in dieser auch keine Löcher, die vorher mit der genannten Verbindung erfüllt gewesen wären, nachweisen.

Aehnliche Inkrustationen der Membran sind auch bei einigen Phanerogamen beobachtet worden. So sollen nach DE BARY (III, 112) die Haare vieler *Cruciferen (Capsella, Alyssum* u. a.), nach SCHENCK (I, 21) auch die von *Cornus sibirica* stark mit kohlensaurem Kalk inkrustirt sein. Nach HABERLANDT (II, 126) verdanken ferner die Brennhaare der *Loasaceen* einer solchen Inkrustation ihre Sprödigkeit. Sodann hat H. v. MOHL (I, 227 und 229) bereits nachgewiesen, dass die Haare verschiedener Boragineen *(Lithospermum* u. a.) und Compositen *(Helianthus* u. a.) an ihrem unteren oder oberen Ende mit einer deutlich geschichteten Masse ausgefüllt und ausserdem an ihrer Basis mit einem Kranz von Zellen umgeben sind, die auf der dem Haare zugekehrten Seite ebenfalls starke Verdickungen besitzen, die häufig knötchenartig mehr oder weniger tief in das Lumen der betreffenden Zellen hineinragen und dasselbe häufig fast vollkommen erfüllen. Die Membranen dieser Haare sind nun, ebenso wie die Verdickungen der umgebenden Zellen durch starke Verkalkung ausgezeichnet, so dass sich aus ihnen bei Säurezutritt ein lebhafter Blasenstrom entwickelt.

Die soeben beschriebenen Pflanzen bilden nun den Uebergang zu denjenigen, bei denen die Verkalkung lediglich auf bestimmt gestaltete weit in das Lumen der Zelle hineinragende Cellulosepartien beschränkt ist; man bezeichnet diese mit Calciumcarbonat inkrustirten Gebilde jetzt allgemein als Cystolithen. Dieselben sind zunächst in der Familie der Acanthaceen und Urticaceen sehr verbreitet, sind jedoch auch in diesen keineswegs bei allen Arten anzutreffen. So fehlen sie z. B. den Gattungen *Dorstenia* und *Acanthus*. Ausserdem finden sich Cystolithen noch bei *Celtis*, während sie der verwandten Gattung *Ulmus* fehlen sollen. Von RUSSOW (I, 34) wurden ferner auch in den Wurzeln von *Rinanthus*

Cystolithen beobachtet; endlich hat PENZIG (I) auch bei zwei Cucurbitaceen (*Momordica Charantia* und *M. echinata*) Cystolithen aufgefunden.

Bei den meisten *Acanthaceen* sind die Cystolithen in fast allen Geweben anzutreffen, während sie bei den *Urticaceen* mit Ausnahme von *Pilea* lediglich auf die Epidermiszellen beschränkt zu sein scheinen, und zwar sitzt der Stiel derselben dann stets der nach Aussen gekehrten Membran an. Bei *Urtica nivea*, verschiedenen *Broussonetia* und *Ficus* spec. sitzen die Cystolithen der äusseren Wandung einer Haarzelle an, die auch häufig noch wie bei den erwähnten Borragineen mit kalkhaltiger Masse verdickt ist (cf. PAYEN I, pag. IV, Fig. 2, 3 und 6 und SCHACHT I, 143). Abweichend verhalten sich dagegen die Cystolithen der Cucurbitaceen; diese sind zwar nach PENZIG ebenfalls nur in den Epidermiszellen anzutreffen, sitzen aber stets den senkrecht zur Oberfläche stehenden Wänden an und zwar so, dass die Cystolithen benachbarter Zellen stets denselben Ausgangspunkt haben. Bei *Momordica Charantia* sollen sich die Cystolithen sogar häufig, ähnlich wie die Sphaerokrystalle des Inulins, über ganze Zellcomplexe hin ausdehnen, dadurch dass ein Cystolith nach verschiedenen Seiten hin mit der Membran der Mutterzelle verwächst und dann auch auf der anderen Seite der Membran in der benachbarten Zelle die Cystolithenbildung fortschreitet.

Die Gestalt der Cystolithen ist bei den verschiedenen Pflanzen eine sehr verschiedene, nur darin stimmen sie alle überein, dass der Hauptkörper derselben stets eine mit warzenartigen Erhebungen versehene Oberfläche besitzt. Bei den meisten *Ficus*arten besitzt dieser Körper eine rundliche oder etwas längliche Pinienzapfen-ähnliche Gestalt und sitzt einem meist ziemlich langen stets leicht nachweisbaren Stiele auf. Bei *Pilea* und den meisten *Acanthaceen* sind die Cystolithen aber mehr in die Länge gestreckt, zuweilen auch hirschgeweihartig verzweigt; ein Stiel ist bei ihnen im ausgebildeten Zustande nach den übereinstimmenden Angaben von RICHTER (I), und RUSSOW (I) häufig nicht mehr nachzuweisen.

Dass nun diese Cystolithen in der That eine aus Cellulose bestehende Grundmasse enthalten, lässt sich, wenn man mit verdünnter Säure den kohlensauren Kalk entfernt hat, leicht nachweisen; es hinterbleibt dann ein Körper, der allerdings bedeutend geringere Lichtbrechung, aber noch dieselbe Gestalt wie der unversehrte Cystolith besitzt und durch Chlorzinkjod deutlich blau gefärbt wird. Man beobachtet an diesem Celluloseskelett namentlich bei den *Ficus*-Arten stets auch eine deutliche Schichtung parallel der Oberfläche und senkrecht zu dieser verlaufende Streifung. Der Stiel des Cystolithen verliert dagegen bei der Behandlung mit verdünnten Säuren nicht an Dichtigkeit und es ist auch namentlich von MELNIKOFF (I) nachgewiesen, dass die Incrustation mit Calciumcarbonat nur auf den geschichteten Theil des Cystolithen beschränkt ist.

Die Entwicklung der Cystolithen wurde bisher namentlich bei *Ficus*-Arten untersucht; sie erfolgt bei diesen in der Weise, dass zunächst eine völlig kalkfreie Verdickung an der Aussenwand der Epidermiszellen gebildet wird, die allmählich zu dem cylindrischen Stiele auswächst und sich dann an ihrer Spitze mit geschichteter Substanz umgiebt. In diese findet nun nach den Untersuchungen von MELNIKOFF (I) höchst wahrscheinlich nicht sogleich eine Einlagerung von Calciumcarbonat statt, vielmehr muss in derselben zuerst eine andere Calciumverbindung auftreten. Der genannte Autor fand nämlich, dass bei jüngeren Cystolithen die Kohlensäureentwicklung nach Säurezusatz häufig ganz unterbleibt, obwohl dieselben nachweislich durch die Säure an Dichtigkeit verlieren, und auch nach Zusatz von

oxalsaurem Ammon in der unmittelbaren Umgebung der betreffenden Cystolithen Krystalle von Calciumoxalat entstehen. Diese Calciumverbindung soll nun nach Melnikoff auch in Wasser löslich sein; über ihre Zusammensetzung lässt sich jedoch zur Zeit noch nichts Bestimmtes aussagen.

Das erste Auftreten des Calciumcarbonates innerhalb der Cystolithen steht auch keineswegs in einem bestimmten Verhältniss zur Grösse derselben, da bald relativ kleine Cystolithen bei Säurezusatz Kohlensäureblasen entwickeln, bald an relativ grossen noch keine Spur von Blasenentwicklung zu beobachten ist. Ob nun aber die ohne Blasenbildung sich in Säuren lösende Calciumverbindung auch in den völlig entwickelten Cystolithen enthalten ist, lässt sich mit den derzeitigen Reactionsmethoden nicht nachweisen.

Von Interesse ist noch, dass nach den Beobachtungen von Chareyre (I) bei Culturen in Calcium-freien Nährstofflösungen die Bildung des geschichteten Theiles der Cystolithen ganz unterbleibt und nur der Stiel ausgebildet wird. Derselbe Autor constatirte auch, dass nach 14-tägigem Etiolement in den Blättern von *Ficus elastica* aller kohlensaure Kalk aus den Cystolithen verschwunden war, während derselbe bei nachheriger Beleuchtung nach $1\frac{1}{2}$—2 Monaten von neuem erschien. Es lässt dies offenbar darauf schliessen, dass der kohlensaure Kalk in den Cystolithen nicht einfach als ein Excret zu betrachten ist; in welcher Weise derselbe jedoch in den Chemismus der Pflanze eingreift, lässt sich aus den vorliegenden Untersuchungen nicht entnehmen. Ich will in dieser Beziehung nur noch erwähnen, dass nach den Beobachtungen von Chareyre Etiolement an den Cystolithen der *Acanthaceen* keine Veränderungen hervorbringt.

Gehen wir nun zu den Fällen über, wo der kohlensaure Kalk frei im Innern der Zellen auftritt, so ist zunächst die von Molisch (II) zuerst beschriebene Ablagerung von Calciumcarbonat im Kernholz der meisten einheimischen Laubbäume (*Ulmus campestris, Acer, Fagus* u. a.) zu erwähnen. Dieselbe tritt namentlich in den Gefässen und Tracheïden ein, in manchen Fällen werden jedoch auch alle übrigen Bestandtheile des Holzkörpers mit kohlensaurem Kalke derartig ausgefüllt, dass nach dem Glühen derartiger Holzstücke vollständige Abgüsse vom Lumen der betreffenden Zellen übrig bleiben, an denen sich sogar noch die Tüpfel und Tüpfelhöfe deutlich erkennen lassen.

Die Ablagerung wurde von Molisch in den Markstrahlen entwicklungsgeschichtlich verfolgt; sie beginnt hier stets an der Innenfläche der Wand und schreitet von dort aus centripetal fort.

Die gleiche Kalkablagerung wie im Kernholz tritt übrigens nach Molisch auch in alten Markzellen, im verfärbten Wundholz und in alten Astknoten auf; dagegen beobachtete Molisch Kalkablagerungen im Splintholze nur bei *Anona laevigata,* und zwar waren bei dieser die meisten Gefässe mit Calciumcarbonat erfüllt.

Ebenso sind nun auch in verschiedenen Pericarpien und Samenschalen (*Celtis australis, Lithospermum officinale* und *Cerinthe glabra*) namentlich die äussersten Zellen fast ganz mit krystallinischen Massen von Calciumcarbonat ausgefüllt, die nur wenige Reste von organischer Substanz zwischen sich lassen; zuweilen zeigt allerdings auch die in diesen Zellen enthaltene Kalkmasse in der Mitte eine Höhlung, was dafür spricht, dass die Abscheidung des Calciumcarbonates in diesen ebenfalls centripetal erfolgt (cf. Melnikoff I, 53).

Bei dem Lebermoose *Blasia pusilla* hat ferner Leitgeb (II, 30) im achsilen Zellstrang Zellen aufgefunden, die in ihrem Inneren Calciumcarbonat enthielten,

Dasselbe trat theils in Form unregelmässiger Körner, theils auch in kleinen Krystallen auf und füllte die betreffenden Zellen häufig vollkommen aus.

Schliesslich mag noch auf die in zahlreichen Myxomyceten vorkommenden Kalkablagerungen hingewiesen werden. Dieselben treten bei diesen namentlich innerhalb des Fruchtkörpers in reichlicher Menge auf, in dem die verschiedenartigsten Theile (Hülle, Capillitium, Stiel, Columella und Hypothallus) als Ablagerungsstätten functioniren können.

Nicht selten kommt hier der kohlensaure Kalk in deutlich krystallinischer Form vor, namentlich sind morgensternartige Drusen häufig beobachtet. Uebrigens ist Calciumcarbonat auch in den Plasmodien und Amoeben anzutreffen, doch tritt er hier stets nur in geringerer Menge und in Form kleiner Körnchen auf. (Ueber weitere Details bei den Myxomyceten cf. Zopf I, 72).

6. Calciumsulfat.

Calciumsulfat oder Gyps ist mit Sicherheit bei einer Anzahl Desmidiaceen im Innern der Zellen beobachtet und zwar ist, wie durch die neueren Untersuchungen von A. Fischer (VI) nachgewiesen wurde, auch in der genannten Algenfamilie sein Vorkommen keineswegs ein allgemeines, sondern es giebt neben gänzlich gypsfreien Gattungen, wie *Staurastrum, Desmidium* u. a. auch solche, die bald Krystalle führen, bald nicht, wie *Cosmarium, Euastrum*. Durch stetigen Gehalt an Krystallen sollen dagegen z. B. *Closterium* und *Penium* ausgezeichnet sein.

Zur Nachweisung des Gypses benutzte Fischer die zumeist schon von Holzner zur Unterscheidung von oxalsaurem und schwefelsaurem Kalk vorgeschlagenen Reactionen: Schwefelsäure lässt den Gyps natürlich unverändert und in der Kälte ungelöst; Baryumchlorid verwandelt denselben in Baryumsulfat, das nun in Salzsäure und Salpetersäure unlöslich ist; Glühen endlich lässt die Gypskrystalle unverändert. Ferner sind die Gypskrystalle unlöslich in Essigsäure, lösen sich in kalter Kalilauge, Salz- oder Salpetersäure langsam, beim Erhitzen aber sofort.

Eine krystallographische Bestimmung der Gypskrystalle ist bei ihrer Kleinheit nicht möglich. Fischer konnte jedoch an denselben eine geringe Anisotropie constatiren.

Die Gypskrystalle entstehen nach Fischer stets im Cytoplasma, sie können aber später auch in den Zellsaft gelangen. So befinden sich in den bekannten rundlichen Vacuolen an den Enden der Closteriumzellen stets eine Anzahl von Gypskryställchen, die hier in lebhafter Molekularbewegung begriffen sind.

Ueber die Rolle, welche diese Gypskrystalle im Stoffwechsel der Pflanze spielen, ist zur Zeit noch nichts Sicheres festgestellt. Fischer konnte eine Auflösung von Gypskrystallen niemals beobachten und betrachtet sie deshalb als Ausscheidungsprodukte.

Ausserdem giebt neuerdings Hansen (IV, 10) an, dass in verschiedenen *Angiopteris* und *Marattia* spec. kleine Krystalle vorkommen, die meist sechseckige Täfelchen oder Zwillingsbildungen darstellen und nach den von ihm ausgeführten allerdings nicht ganz beweiskräftigen Reactionen aus einem Gemisch von Calcium- und Magnesiumsulfat bestehen sollen.

7. Calciumphosphat.

Ausscheidungen von phosphorsaurem Kalk sind innerhalb der lebenden Pflanzenzelle bislang nur in einem Falle beobachtet worden, nämlich in den

Blättern von Wasserkulturexemplaren von *Soja hispida* und *Robinia-Pseudo-Acacia*. Sie traten bei diesen nach den Angaben von NOBBE, HÄNLEIN und COUNCLER (I, 471) in Form rundlicher Körper auf, die in Wasser, Alkohol und Alkalien unlöslich waren, sich in Essigsäure, aber ohne Blasenentwicklung lösten. Mit neutraler Lösung von Silbernitrat färbten sie sich sofort intensiv gelb. Den Calciumgehalt der betreffenden Körper schlossen die genannten Autoren nur daraus, dass dieselben auch in magnesiumfreien Nährstofflösungen sich bildeten, in calciumfreien dagegen fehlten.

Weitere Angaben über das Vorkommeu von festem Calciumphosphat in der lebenden Pflanzenzelle fehlen; dahingegen wissen wir namentlich durch die Untersuchungen von HANSEN (IV), dass der phosphorsaure Kalk häufig in grosser Menge gelöst in der Pflanzenzelle vorkommt und sich beim Eintragen der betreffenden Pflanzenzellen in absoluten Alkohol in Form sehr schön ausgebildeter Sphaerokrystalle in diesen abscheidet.

8. Kieselkörper.

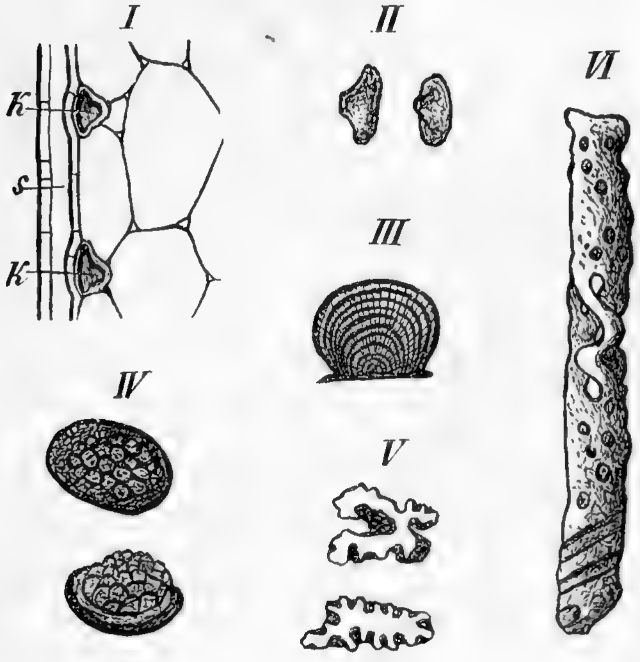
Während die Incrustation von Kieselsäure in die Zellmembran, auf die wir im nächstfolgenden Abschnitte zu sprechen kommen werden, schon lange allgemein bekannt ist, haben die im Innern der Zelle auftretenden, aus Kieselsäure bestehenden Körper, die im Folgenden einfach als Kieselkörper bezeichnet werden sollen, bisher nur wenig Beachtung gefunden, obwohl sie, wie wir gleich sehen werden, bereits in einer ganz beträchtlichen Anzahl von Pflanzen beobachtet sind.

Was nun zunächst die mikrochemischen Reactionen der Kieselkörper anlangt, so sind dieselben dadurch ausgezeichnet, dass sie durch Glühen nicht verändert werden und in allen Säuren unlöslich sind, mit alleiniger Ausnahme der Fluorwasserstoffsäure, die wieder umgekehrt die organischen Substanzen nicht angreift. Man kann somit die Kieselkörper völlig isoliren, wenn man die betreffenden Pflanzentheile zunächst mit Salpetersäure auszieht und dann auf einem auf Platinblech gelegten Deckglas bis zur vollständigen Zerstörung der organischen Substanz glüht. Einfacher noch ist die von SACHS vorgeschlagene Methode, die betreffenden Schnitte ohne vorherige Behandlung mit Salpetersäure auf dem Deckglas mit einem Tropfen Schwefelsäure zu erhitzen und nach Verdampfung derselben zu glühen. Endlich kann aber die Isolirung der Kieselkörper auch ohne Glühen nach der von CRÜGER (II) zuerst angewandten Methode erreicht werden; nach dieser werden die betreffenden Pflanzentheile der gleichzeitigen Wirkung von Chromsäure und Schwefelsäure ausgesetzt, die ebenfalls alle organischen Substanzen zerstört.

CRÜGER empfiehlt zu diesem Zwecke ein Gemisch von 1 Thl. Kaliumbichromat, 1 Thl. conc. Schwefelsäure und 6 Thln. Wasser; gute Resultate erhält man auch, wenn man nach der von MILIARAKIS (I) vorgeschlagenen Methode die zu untersuchenden Pflanzentheile zunächst mit concentrirter Schwefelsäure behandelt und dann 20% Chromsäure zusetzt.

Die Kieselkörper wurden nun zuerst von CRÜGER (II) in einer westindischen Chrysobalanee, die die sogenannte *Cauto*-Rinde liefert, beobachtet. Der genannte Autor fand bei dieser namentlich in der Rinde und in den die Gefässbündel des Blattes begleitenden Zellen rundliche, zum Theil hohle Körper, die ihrem chemischen Verhalten nach aus Kieselsäure bestehen müssen. In der Rinde des *Cauto*-Baumes beobachtete CRÜGER sogar, dass in den meisten Fällen das ganze Lumen der Zellen, selbst die feinsten Poren der Membran mit Kieselsäure angefüllt waren, während die Membran selbst zunächst wenigstens siliciumfrei geblieben war.

Sodann hat H. v. MOHL (I, 230) bei einer grösseren Anzahl von Chrysobalaneen, Dilleniaceen und Magnoliaceen theils in der Epidermis, theils in den die Gefässbündel begleitenden Zellen Kieselkörper aufgefunden. Diese Kieselkörper füllen bei den meisten Arten die betreffenden Zellen vollkommen aus, bei anderen bilden sie nur ein grosses rundliches Korn innerhalb derselben. Die Membranen der kieselkörperhaltigen Zellen sind bald ebenfalls verkieselt, bald aber siliciumfrei. In letzterem Falle müssen die Kieselkörper natürlich bei der Zerstörung der organischen Substanz auseinanderfallen.



(B. 560.) Fig. 24.

I Blattstiel von *Caryota sobolifera*, Längsschnitt; s Bastzelle; k Kieselkörper (250). II Durch Glühen isolirte Kieselkörper von *Oncidium leucochilum*. III Kieselkörper von *Galipea macrophylla*. IV Id. von *Caryota urens*, in verschiedenen Lagen. V Kieselkörper aus dem Blatt von *Tristicha hypnoides* (220). VI Id. aus dem Thallus ders. Pflanze (220). II nach PFITZER, III u. IV nach ROSANOFF, V und VI nach CARIO.

Eine allgemeinere Verbreitung von Kieselkörpern innerhalb der Pflanzenzellen wurde sodann von ROSANOFF (III) nachgewiesen. Nach seinen Angaben sollen nämlich bei einer grossen Anzahl von Orchideen und bei allen untersuchten Palmen, ferner bei *Maranta compressa* und *Arundinaria spathiflora* die Gefässbündel des Blattes, des Blattstieles und der Wurzel zum Theil von Kieselkörper führenden Zellen umgeben sein (cf. Fig. 24, I).

Dieselben besitzen nach ROSANOFF bei den Palmen stets traubenförmige Gestalt (cf. Fig. 24, IV) und füllen die betreffenden Zellen, in denen sie meist in Einzahl, selten zu mehreren enthalten sind, fast vollkommen aus. Bei den Orchideen haben sie nach der Beschreibung von PFITZER (III, 245) meist die Form einer in der Mitte einseitig verdickten Scheibe (Fig. 24, II).

Ausserdem fand ROSANOFF (II, 767) Kieselkörper auch in den zweijährigen Blättern der tropischen Diosmee *Galipea macrophylla*. Dieselben treten hier in der Umgebung der am Blattrande verlaufenden, nur aus Bastzellen bestehenden Stränge auf, besitzen meist rundliche Gestalt und zeigen häufig eine deutliche Schichtung und radiale Streifung nach Art der Sphaerokrystalle (Fig. 24, III). Sie sitzen stets der den Bastzellen zugekehrten Membran der betreffenden Zellen an, die aber ausserdem stets noch andere Inhaltskörper, wie Stärke, Chlorophyllkörper und Plasmareste einschliessen.

Endlich sind von CARIO (I, 28) auch bei *Tristicha hypnoides*, einer Podostemonee, Kieselkörper beobachtet. Ihre Gestalt ist hier eine sehr mannigfache, bald spindelförmig, bald cylindrisch, bald sternförmig, ausserdem sind sie an ihrer Oberfläche häufig mit ringförmigen Leisten bedeckt, nicht selten finden sich an denselben auch Durchbohrungen und unregelmässige Aushöhlungen (cf. Fig. 24, V und VI).

Nach WARMING (cf. Jahresb. 1880, pag. 403) enthalten übrigens alle Podostemoneen derartige Kieselkörper.

9. Eisen.

Eisensalze finden sich als Incrustation der Zellmembran namentlich bei verschiedenen Spaltpilzen *(Cladothrix* und *Crenothrix)* und bei der Desmidiaceengattung *Closterium* (cf. KLEBS, IV, 383). Ferner bildet Eisen, wohl als Eisenoxydhydrat, bei manchen Conferven dicke Krusten auf der Membran; dieselben haben bald die Form von Gürteln, die in regelmässigen Abständen auf einander folgen, bald umschliessen sie auch als zusammenhängende Hülle die ganze Alge. Dass wir es in diesen Fällen wirklich mit Eisen zu thun haben, lässt sich mit Hilfe von Ferrocyankalium, dem etwas Salzsäure zugesetzt ist, leicht nachweisen; es werden durch dies Reagens die betreffenden Körper direct in Berliner Blau verwandelt.

Von HANSTEIN (IV) wurde die Bildung der Eisenablagerungen bei einigen *Conferven* näher verfolgt, dieselben sollen dort stets innerhalb der äussersten Schicht der Membran entstehen und auch im ausgebildeten Zustande stets noch von einer zarten Membran überzogen sein.

10. Aschenskelette.

Während die bereits erwähnten Membranincrustationen von Calciumcarbonat und Eisensalzen wie wir sahen, nur auf eine geringe Anzahl von Pflanzen beschränkt sind, sind Einlagerungen anderer anorganischer Substanzen in jeder älteren Zellmembran enthalten; dieselben sind aber stets so fein in der Zellmembran vertheilt, dass es nicht möglich ist, sie direct unter dem Mikroskop zu beobachten. Man kann sich jedoch von dem Vorhandensein solcher anorganischer Einlagerungen leicht überzeugen, wenn man Schnitte aus einem beliebigen Pflanzentheile vorsichtig glüht, bis dieselben vollkommen weiss erscheinen und somit alle organische Substanz in ihnen zerstört ist. Das so entstandene Aschenskelett besitzt stets dieselbe feine Structur wie der unversehrte Schnitt, und man kann an demselben bei mikroskopischer Beobachtung die einzelnen Zellwände noch deutlich erkennen.

Im Allgemeinen bestehen nun diese Aschenskelette vorwiegend aus Kalium-, Calcium- und Magnesiumsalzen. Es geht dies daraus hervor, dass im allgemeinen die betreffenden Skelette sich in Säuren vollkommen auflösen und dass Schnitte, die vorher mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali behandelt waren, dann auch keine Aschenskelette geben.

In vielen Fällen tritt jedoch auch Kieselsäure in grosser Menge als Einlagerung der Zellmembran auf; zu ihrem Nachweis können die bereits bei Besprechung der Kieselkörper aufgeführten Methoden dienen; im Allgemeinen dürfte sich aber die Anwendung von Chromsäure und Schwefelsäure am meisten empfehlen.

Wie nun bereits von H. v. MOHL (I, II) hervorgehoben wurde, verhalten sich bezüglich der Stärke der Verkieselung systematisch sehr nahe stehende Arten häufig sehr verschieden; im Allgemeinen sind jedoch die Equisetaceen, Gramineen und Urticaceen durch starke Verkieselung ausgezeichnet; durchweg verkieselt sind dagegen allein die Membranen der Algenfamilie der Diatomeen.

Bei den Kormophyten erstreckt sich nun die Verkieselung namentlich auf die Aussenwände der Epidermiszellen im Stamm und Blatt; sie ist hier häufig eine so vollkommene, dass an den Kieselskeletten nicht nur die einzelnen Zellen

sondern selbst die feinsten Structurverhältnisse, wie z. B. die knötchenartigen Verdickungen an den Spaltöffnungsschliesszellen von *Equisetum*, beobachtet werden können.

Häufig sind auch besonders die Haare durch starke Verkieselung ausgezeichnet (*Deutzia, Humulus* u. a.); bei den bereits pag. 599 erwähnten Boragineen und Compositen sind auch die die Haarbasis umgebenden Zellen stark verkieselt; ferner wurde auch von MOHL (I) beobachtet, dass die Verkieselung häufig bei den Haaren beginnt und sich erst von dort aus allmählich über die übrigen Epidermiszellen ausbreitet.

Von Interesse ist ferner das Verhalten des Spaltöffnungsapparates, insofern häufig nicht nur die Schliesszellen auch auf der dem Innern des Pflanzenkörpers zugekehrten Seite verkieseln, sondern auch die an die Athemhöhle grenzenden Membranen der subepidermalen Zellen in gleicher Weise mit Kieselsäure incrustirt werden.

Ebenso wie die Epidermiszellen sind nun nach den Untersuchungen von HÖHNEL's (III, 582) auch die Korkzellen bei einer Anzahl von Pflanzen (*Ulmus effusa, Morus alba* etc.) durch ganz bedeutende Verkieselung ausgezeichnet und zwar ist dieselbe höchst wahrscheinlich stets nur auf den verkorkten Theil der Korkzelle (die Suberinlamelle) beschränkt. Auf der anderen Seite zeigten allerdings auch Pflanzen, deren Epidermis durch starke Verkieselung ausgezeichnet ist, wie z. B. *Quercus suber* und *Deutzia gracilis* keine Spur von Verkieselung in den Korkzellen.

Bei einer Anzahl von Pflanzen findet auch eine Verkieselung der Gefässbündel des Blattes statt und bei einigen Pflanzen sind sogar die sämmtlichen Zellen des Blattes verkieselt (so bei *Fagus silvatica, Quercus suber* u. a. cf. MOHL I, 228).

Erwähnen will ich noch, dass auch die Cystolithen stets eine schwache Einlagerung von Kieselsäure enthalten, dass aber keineswegs, wie mehrfach behauptet wurde, gerade der Stiel durch starke Verkieselung ausgezeichnet ist.

Von Interesse ist schliesslich noch die Frage, ob die mit verkieselten Membranen versehenen Zellen noch lebensfähig sind, und ob sie ferner noch zu wachsen vermögen. Das erste ist nun, wie schon von MOHL (I) überzeugend dargethan wurde, entschieden der Fall. Der genannte Autor hat aber auch bereits bei *Deutzia scabra* ein Wachsthum der bereits verkieselten Epidermiszellen beobachtet; dahingegen scheint nach Messungen von MILIARAKIS (I) das Wachsthum verschiedener Haarzellen mit der Verkieselung zu erlöschen.

Kapitel 14.

Der Zellsaft und die übrigen flüssigen Einschlüsse der Zelle.

Als Zellsaft soll im Folgenden, wie dies auch meist in der Literatur geschieht, ausschliesslich die die Vacuolen erfüllende Flüssigkeit bezeichnet werden. Dieselbe ist vom Cytoplasma stets scharf geschieden, obwohl dieses ja ebenfalls eine dem flüssigen Aggregatzustande zum mindesten sehr nahe kommende Constitution besitzt. Die scharfe Grenze zwischen Zellsaft und Cytoplasma tritt namentlich dann sehr deutlich hervor, wenn der Zellsaft irgend einen Farbstoff gelöst enthält, das Cytoplasma aber vollkommen farblos ist.

Bezüglich der Entstehung der Vacuolen habe ich pag. 502, der allgemein

verbreiteten Ansicht entsprechend, angegeben, dass dieselben in den jugendlichen Membranen ganz fehlen sollten. Nach neueren Untersuchungen von Went (cf. Bot. Zeitg. 1887, pag. 76) sind nun aber bereits in den Zellen der Vegetationspunkte kleine Vacuolen anzutreffen, die am besten dadurch sichtbar gemacht werden konnten, dass das betreffende Präparat mit einer 10% Lösung von Kalisalpeter behandelt wurde, die das Plasma bis auf die Wandung der Vacuolen zum Absterben bringt. Der genannte Autor hat ferner beobachtet, dass diese Vacuolen in der lebenden Zelle einem stetigen Wechsel unterworfen sind und sich bald theilen, bald auch mit einander verschmelzen. Er hat auch den Nachweis zu führen gesucht, dass die Vermehrung der Vacuolen, ebenso wie die des Zellkernes und die der Chromatophoren, ausschliesslich durch Theilung bewirkt werden möchte.

Was nun die chemische Constitution des Zellsaftes anlangt, so kann wohl als sichergestellt gelten, dass der Zellsaft die verschiedenartigsten Stoffe aufgelöst enthält und dass während der ganzen Lebensperiode der Zelle ein reger Stoffaustausch zwischen dem Zellsaft und dem Plasmakörper stattfindet. Leider ist es jedoch für die meisten Substanzen mit den zur Zeit üblichen mikroskopischen Reactionsmethoden nicht möglich, zu entscheiden, in welchem Verhältniss dieselben zwischen Zellsaft und Cytoplasma vertheilt sind, ob sie ausschliesslich in dem einen oder anderen enthalten sind. Es steht jedoch zu erwarten, dass durch Anwendung ganz verdünnter Reagentien, die wie die verdünnten Farbstofflösungen in den Pfeffer'schen Versuchen (cf. Pfeffer V) in den meisten Fällen die Lebensfähigkeit der Zellen nicht beeinträchtigen dürften, sich in dieser Beziehung manche sichere Aufschlüsse werden erlangen lassen.

Bei ausgewachsenen Zellen, in denen der Zellsaft den bei weitem grössten Theil des Zellumens erfüllt, während der Plasmakörper auf einen feinen Wandbeleg reducirt ist, lässt sich jedoch bereits jetzt für viele Substanzen mit Sicherheit angeben, dass sie im Zellsaft enthalten sein müssen, namentlich dann, wenn sie in der ausgepressten Lösung in solcher Menge nachweisbar sind, dass sie in der relativ geringen Masse des Plasmakörpers gar nicht gelöst sein konnten. Es lässt sich auf diese Weise der Nachweis liefern, dass Glycose, Rohrzucker, Inulin, Asparagin, verschiedene organische Säuren und anorganische Salze und andere Substanzen häufig in grosser Menge im Zellsaft enthalten sind.

Manche dieser Substanzen werden beim Conserviren der betreffenden Pflanzentheile unter Umständen in fester Form abgeschieden. So bewirkt namentlich Alkohol häufig die Bildung von wohl ausgebildeten Krystallen und Sphaerokrystallen innerhalb der Zellen. Die Sphaerokrystalle bestehen meist aus Inulin (cf. Prantl I) oder phosphorsaurem Kalk (cf. Hansen IV und Leitgeb III); in einigen Fällen sind auch Sphaerokrystalle von Hesperidin (Pfeffer VII) beobachtet, von anderen ist die Zusammensetzung zur Zeit noch nicht ermittelt. Es mag jedoch noch besonders hervorgehoben werden, dass derartige Sphaerokrystalle innerhalb der lebenden Pflanze niemals auftreten und stets erst durch Reagentienwirkung entstehen, während die pag. 596 erwähnten Sphaerokrystalle von Calciumoxalat bereits in der lebenden Pflanze enthalten sind.

Von den meisten der obengenannten Substanzen ist es nun aber zur Zeit unmöglich, zu entscheiden, ob sie nicht gleichzeitig, eventuell in stärkerer oder schwächerer Concentration, auch im Cytoplasma vorkommen. Dahingegen lässt sich diese Frage für die Farbstoffe natürlich relativ leicht beantworten: Es lässt sich für diese durch directe Beobachtung an der lebenden Zelle feststellen, dass die im Zellsaft enthaltenen Farbstoffe, die namentlich häufig blaue und rosarothe, nicht selten aber auch andere Farben besitzen, dem Plasmakörper voll-

ständig fehlen. Dieser erscheint überhaupt, abgesehen von den Chromatophoren stets vollkommen farblos. Eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung nur die chromatophorenfreien *Phycochromaceen*, und eine Anzahl von *Myxomyceten*, deren Plasmodien häufig vollständig von Farbstoffen durchdrungen sind (cf. ZOPF I, 74).

An den mit gefärbtem Zellsaft versehenen Zellen wurde ferner von WENT nachgewiesen, dass häufig in ein und derselben Zelle Vacuolen mit verschiedenem Inhalt vorkommen; so beobachtete er z. B. an den Blumenblättern von *Glycine sinensis*, dass neben der blauen Zellsaft führenden grossen Vacuole sich stets noch eine Anzahl farbloser Vacuolen in derselben Zelle befinden, die fast die Hälfte des Lumens derselben einnehmen können.

Als weitere flüssige Einschlüsse der Zellen sind nun namentlich die Oeltropfen und Gerbstoffkugeln zu nennen.

I. Unter der ersteren Bezeichung dürften zur Zeit am zweckmässigsten alle diejenigen im Innern der Pflanzenzelle auftretenden flüssigen Gebilde zusammengefasst werden, die nach den Angaben der verschiedenen Autoren aus ölartiger, wachsartiger oder harzartiger Substanz bestehen sollen; in den meisten Fällen ist es ja zur Zeit gar nicht möglich, über die faktische Zusammensetzung der betreffenden Gebilde sichere Angaben zu machen, da es bislang noch keine hinreichend zuverlässigen mikrochemisch ausfürbaren Unterscheidungsmethoden für fette und ätherische Oele, harz- oder wachsartige Substanzen giebt. Zum Nachweis ölartiger Körper im weitesten Sinne kann man jedoch neben den Löslichkeitsverhältnissen in kaltem oder heissem Alkohol, Aether, Chloroform etc. namentlich auch Osmiumsäure benutzen, die von denselben zu schwarzem Osmium reducirt wird, ferner Alkannatinktur, die eine intensive Rothfärbung der betreffenden Tropfen bewirkt.

Die Oeltropfen entstehen nun wohl jedenfalls in der bei weitem grössten Anzahl der Fälle innerhalb des Plasmakörpers und sind hier so häufig anzutreffen, dass ich auf eine Aufzählung einzelner Beispiele verzichte. Dahingegen scheint mir eine kurze Besprechung der sogen. Oelkörper der Lebermoose, die nach den Untersuchungen von PFEFFER (VI) stets im Zellsaft gebildet werden sollen, geboten. Dieselben sind namentlich dadurch von Interesse, dass sie nicht einfach aus ölartiger Substanz bestehen, sondern stets eine mit Wasser imbibirte Grundmasse enthalten, die nach aussen hin durch eine höchst wahrscheinlich aus Proteïnsubstanzen bestehende Haut abgegrenzt ist und das Oel in Form von je nach der Pflanzenspecies sehr verschieden grossen Tropfen eingelagert enthält. Welche Substanzen sonst noch in der Grundmasse der Oelkörper enthalten sind, ist zur Zeit noch nicht festgestellt, nur bei *Lunularia* und einigen anderen Arten gelang es PFEFFER (VI, 26) Gerbsäure in den Oelkörpern nachzuweisen.

Es sind die Oelkörper übrigens als ein Sekret aufzufassen, da eine Verminderung oder Auflösung in keinem Falle, selbst nicht nach 3 Monate langer Cultur unter Lichtabschluss, beobachtet werden konnte (PFEFFER VI, 42).

II. Gerbstoffkugeln finden sich namentlich in den Zellen der grünen Algen und sind besonders bei verschiedenen *Conjugaten*, wie *Mesocarpus* und *Mougeotia*, bei denen sie zuerst von PRINGSHEIM (I, 354) in ihrer stofflichen Zusammensetzung richtig erkannt wurden, oft in grosser Menge anzutreffen. Nach BERTHOLD (IV, 56) sind dieselben auch bei den *Phaeosporeen* sehr verbreitet; sie finden sich endlich nach den Untersuchungen von PFEFFER (V) auch in den Geweben der Kormophyten, so in bestimmten parenchymatischen Zellen der Wurzel

und des Stengels von *Salix* und im primären Bewegungsgelenk von *Mimosa pudica.*

Zur mikrochemischen Nachweisung des Gerbstoffes in diesen durch ihre starke Lichtbrechung den Oeltropfen sehr ähnlichen kugeligen Gebilden kann man mit gutem Erfolge Kaliumbichromat benutzen, das mit den Gerbstoffen einen braunen voluminösen Niederschlag bildet; von GARDINER (cf. Bot. Centralbl. Bd. 20, pag. 284) wurde auch eine Lösung von molybdänsaurem Ammonium in conc. Chlorammoniumlösung zu gleichem Zwecke vorgeschlagen, die mit Gerbsäure einen gelben Niederschlag bilden soll. Die beste Methode dürfte jedoch die neuerdings von MOLL (Bot. Centralbl. Bd. 24, pag. 250) vorgeschlagene bilden, nach der die auf Gerbsäure zu prüfenden Pflanzentheile einige Tage lang (oder ohne Schaden auch längere Zeit) in eine Lösung von Kupferacetat gebracht werden, das in den gerbsäurehaltigen Zellen einen dunkelgefärbten Niederschlag erzeugt, der bei nachheriger Behandlung mit Eisenacetatlösung noch erkennen lässt, ob er durch einen eisenbläuenden oder eisengrünenden Gerbstoff bewirkt wurde. Sehr gute Resultate liefert endlich auch Methylenblau, wenn nach der von PFEFFER (V) eingeführten Methode die lebenden Pflanzentheile in eine ganz verdünnte Lösung dieses Farbstofts gebracht werden. Die Gerbstoffbläschen speichern dann den Farbstoff in grosser Menge auf und erscheinen innerhalb der lebenden Zelle intensiv blau gefärbt.

Ob nun die Gerbstoffkugeln ausser Gerbstoff noch andere Substanzen enthalten, ist noch nicht festgestellt. Ebenso lässt sich zur Zeit auch noch nicht mit genügender Sicherheit entscheiden, ob dieselben im Zellsaft oder innerhalb des Plasmakörpers gebildet werden. Für erstere Entstehungsweise spricht jedoch die von PFEFFER (V) mitgetheilte Beobachtung, dass bei den Wurzeln von *Azolla, Euphorbia peplus* und *Ricinus communis* sich im Zellsaft ganz ähnliche kugelförmige Ausscheidungen bildeten, die ebenfalls zum grössten Theil aus Gerbsäure bestanden, als dieselben in eine Lösung von kohlensaurem Ammon gebracht waren, oder durch Plasmolyse derselben eine stärkere Concentration des Zellsaftes bewirkt war.

Kapitel 15.
Die chemische Beschaffenheit der Zellmembran.

Obwohl über die chemischen Eigenschaften der Zellmembran eine sehr reiche Literatur vorliegt, ist es doch zur Zeit in den meisten Fällen noch nicht möglich zu entscheiden, durch welche Umstände das abweichende Verhalten der verschiedenen Zellmembranen bewirkt wird. Denn wenn wir auch wohl der am meisten verbreiteten Ansicht entsprechend als sichergestellt annehmen können, dass alle pflanzlichen Zellmembranen ursprünglich aus ein und derselben chemischen Verbindung, der Cellulose, bestehen, so sind doch natürlich noch sehr verschiedene Annahmen zur Erkläruug der späteren Verschiedenheiten möglich. Einerseits können chemische Umsetzungen, etwa Substitutionen gewisser Gruppen der Cellulosemolekel, innerhalb der Zellmembran eintreten, andererseits könnte auch eine einfache Polymerisation oder eine Aenderung im micellaren Aufbau der betreffenden Substanzen erfolgen; schliesslich ist auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass Incrustationen fremdartiger Substanzen, die nicht mit den Cellulosemolekeln atomistisch verknüpft sind, die Eigenschaften der Zellmembran verändern könnten.

In den meisten Fällen ist es nun aber zur Zeit völlig unmöglich zu entscheiden, welchem von den genannten Processen eine bestimmte Zellmembran ihre von denen der reinen Cellulose differirenden Eigenschaften verdankt. Makrochemische Untersuchungen in dieser Hinsicht werden eben dadurch, dass die verschiedenen Cellulosemodificationen nicht nur an benachbarten Zellen, sondern meist sogar in der Membran ein und derselben Zelle gleichzeitig nebeneinander vorkommen, ganz bedeutend erschwert, und die mikrochemischen Befunde sind natürlich nicht im Stande, die in manchen Fragen allein Ausschlag gebenden quantitativen Analysen zu ersetzen.

So sind denn auch die meisten der bisherigen Unterscheidungen und Benennungen der verschiedenen Membransubstanzen mehr als ein vorläufiger Nothbehelf anzusehen, der allerdings auch wohl in der allernächsten Zeit noch nicht durch ein auf exacterer Grundlage beruhendes System ersetzt werden dürfte. Man unterscheidet nun zur Zeit gewöhnlich als die am häufigsten auftretenden Membranarten: die aus reiner Cellulose bestehende, die verkorkte, die verholzte und die verschleimte Membran. Diese sollen zunächst eingehend besprochen werden. Im Anschluss an die verkorkten Membranen sollen dann aber zugleich die Ein- und Auflagerungen wachsartiger Substanzen auf die Zellmembran und im Anschluss an die Verschleimung der Membran die übrigen Schleimbildungen innerhalb der Pflanzenzelle ausführlich behandelt werden. Ausserdem soll dann noch in diesem Kapitel die chemische Beschaffenheit der Membran der Pilze, die Intercellularsubstanz und die Innenhaut der Zellmembran und schliesslich die Auskleidung der Intercellularen ihre Besprechung finden.

Bevor ich hierzu übergehe, will ich jedoch an dieser Stelle noch auf die neueren Untersuchungen von Wiesner (III) und Krasser (I) hinweisen, nach denen die lebende Zellwand stets Eiweissstoffe enthalten soll. Krasser hat zum Nachweis der Eiweissstoffe namentlich das Millon'sche Reagens benutzt, das an den verschiedenartigsten Membranen eine deutliche Rothfärbung hervorrufen soll; ferner verwandte er zu gleichem Zwecke ein von ihm neu entdecktes Eiweissreagens, das Alloxan. Da jedoch beide Reagentien auch mit einer ganzen Reihe von anderen Körpern gleiche Reactionen zeigen, scheint mir eine umfassendere Nachuntersuchung in dieser Hinsicht um so nothwendiger, als Krasser auch mit dem Millon'schen Reagenz keineswegs bei allen Membranen ein positives Resultat erhielt. Ausserdem hat der genannte Autor auch noch einige Membranen nach der Löw-Bokorny'schen Methode (cf. pag. 509) untersucht und kommt zu dem Ergebnisse, dass in den untersuchten Membranen lebendes Albumin enthalten sei.

1. Die Cellulosemembran.

Die Cellulose gehört bekanntlich zu den Kohlehydraten, deren procentische Zusammensetzung durch die Formel $C_6H_{10}O_5$ ausgedrückt wird und stimmt also in dieser Hinsicht mit der Stärke überein.

Als charakteristische Reactionen derselben sind namentlich zu nennen die Blaufärbung mit Jod und verdünnter Schwefelsäure, die violette Färbung mit der sogenannten Chlorzinkjodlösung und die Löslichkeit in concentrirter Schwefelsäure und Kupferoxydammoniak.

Durch die angeführten Reactionen sind nun die jugendlichen Zellmembranen aller höheren Pflanzen ausgezeichnet, während dieselben im ausgebildeten Stadium der betreffenden Zellen im Allgemeinen nur bei den dünnwandigen

Parenchymzellen, den Elementen des Siebröhrensystems und den meisten Bastzellen noch mit gleichem Erfolge ausgeführt werden können. Auch die meisten Membranen der Algen geben die Reactionen auf reine Cellulose, während bei den Pilzen gewöhnlich die noch zu besprechende Pilzcellulose angetroffen wird.

2. Die Verkorkung der Membran.

Als verkorkt bezeichnete man bis vor kurzem alle diejenigen Membranen, die im Gegensatz zur reinen Cellulose in concentrirter Schwefelsäure sowie in Kupferoxydammoniak unlöslich sind und mit verdünnter Schwefelsäure und Jod oder Chlorzinkjod eine gelbe bis braune Farbe annehmen. Nach den neueren Untersuchungen von F. v. Höhnel (III) haben wir jedoch namentlich das Verhalten der verkorkten Membranen gegen concentrirte Kalilauge, gegen das Schulze'sche Macerationsgemisch und gegen concentrirte Chromsäure als charakteristisch für dieselben anzusehen.

Von diesen bewirkt das erstgenannte Reagenz in der Kälte eine deutliche Gelbfärbung der verkorkten Membranen, die beim vorsichtigen Erwärmen in der genannten Flüssigkeit noch an Intensität zunimmt; die verkorkten Membranen nehmen dann gleichzeitig eine gestrichelte oder körnige Structur an, die bei weiterem Erwärmen immer deutlicher wird, beim Kochen in Kalilauge treten die gebildeten grösseren gelblichen Tropfen sogar häufig aus der Membran ganz heraus.

Dem Schulze'schen Macerationsgemisch (Salpetersäure und chlorsaures Kali) widerstehen die verkorkten Membranen von allen Cellulosemodificationen am längsten, bei länger andauerndem Kochen in der genannten Flüssigkeit fliessen sie jedoch schliesslich zu ölartigen Tropfen zusammen, deren Substanz als Cerinsäure bezeichnet wird und in heissem Alkohol, Aether, Chloroform, Benzol und verdünnter Kalilauge löslich, in Schwefelkohlenstoff aber unlöslich ist.

Concentrirte Chromsäure löst die verkorkten Membranen entweder gar nicht oder erst nach tagelanger Einwirkung, während, abgesehen von der Pilzcellulose, alle anderen Cellulosemodificationen von dieser Säure schon nach kurzer Zeit aufgelöst werden.

Die abweichenden Eigenschaften der verkorkten Membranen werden nun höchst wahrscheinlich dadurch bedingt, dass dieselben mit einer fettartigen Substanz incrustirt sind, die so innig mit den übrigen Membranbestandtheilen verbunden ist, dass sie durch die gewöhnlichen Lösungsmittel der Fette (heissen Alkohol, Chloroform etc.) der Membran entweder gar nicht oder nur sehr unvollkommen entzogen werden kann. von Höhnel bezeichnet diese incrustirende Substanz als Suberin und betrachtet die bei der Behandlung mit dem Schulze'schen Macerationsgemisch zusammenfliessenden Cerinsäuretropfen als ein Oxydationsprodukt des Suberins.

Ueber die chemische Constitution des Suberins fehlte es bislang an sicheren Anhaltspunkten; neuerdings wurde aber von Kügler (cf. Arthur Meyer VI) das Suberin von *Quercus suber* einer genaueren Untersuchung unterzogen. Danach besteht dasselbe aus den Glycerinestern der Stearinsäure und einer neu entdeckten Säure, der Phellonsäure ($C_{20}H_{42}O_3$), und zwar konnte Kügler aus dem zuvor mit Weingeist und Chloroform gereinigten Korke durch Verseifung mit weingeistiger Kalilauge 40% des Säuregemisches und 2,5% Glycerin gewinnen.

Bei dem gänzlichen Mangel weiterer diesbezüglicher Untersuchungen lässt

sich natürlich zur Zeit kein Urtheil darüber fällen, ob auch die übrigen verkorkten Membranen mit der nämlichen Substanz incrustirt sind; so lange aber keine specifischen Verschiedenheiten in dieser Hinsicht nachgewiesen sind, scheint es geboten, alle die obigen Reactionen zeigenden Membranen als verkorkt zu bezeichnen. Sicher ist jedoch, dass in quantitativer Beziehung zwischen den verschiedenen Membranen grosse Verschiedenheiten vorkommen und dass man somit auch zwischen verschieden stark verkorkten Membranen unterscheiden kann. Fraglich muss es dagegen zur Zeit noch bleiben, ob es Membranen giebt, in denen der Cellulosegehalt vollständig durch Suberin verdrängt ist. In den meisten Fällen gelingt es wenigstens wie für die Zellen des Korkes speciell durch von Höhnel nachgewiesen wurde, nach Entfernung des Suberins durch Kalilauge an den betreffenden Membranen mit Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure die Cellulosereaction zu erhalten. Für die Cuticula fehlt es in dieser Hinsicht leider noch an genaueren Untersuchungen.

Was nun die Verbreitung der Verkorkung anlangt, so ist bei allen höheren Pflanzen, bis hinab zu den Moosen, die Membran der Epidermiszellen durch starke Verkorkung ausgezeichnet; doch ist bei diesen gewöhnlich nicht die ganze Membran verkorkt, sondern meist nur die äusserste Schicht, soweit sie an die freie Oberfläche der betreffenden Pflanzentheile ragt. Es entsteht so eine, abgesehen von den Spaltöffnungen, lückenlose Membran, die den ganzen Pflanzenkörper überzieht, schon an den Zellen des Stammvegetationspunktes nachweisbar ist und nur an den unter der Wurzelhaube gelegenen Epidermiszellen fehlt. Man bezeichnet diese verkorkte Membran allgemein als Cuticula.

Der übrige Theil der Epidermiszellwandungen besteht meist aus reiner Cellulose; sehr häufig findet man jedoch auch zwischen einer inneren Celluloseschicht und der Cuticula eine weniger als diese verkorkte Schicht, die dann als Cuticularschicht bezeichnet wird.

In manchen Fällen setzt sich die Verkorkung auch auf die Seitenwände, seltener auch auf die Innenwände der Epidermiszellen fort. Interessant verhalten sich in dieser Beziehung nach den Untersuchungen von Vöchting (II, 386) die Epidermiszellen von *Lepismium radicans* und einigen *Rhipsalis* spec., bei diesen ragen nicht nur von den Cuticularschichten aus unregelmässig gestaltete ebenfalls aus verkorkter Substanz bestehende Fortsätze in die Radialwände hinein, sondern es finden sich auch ganz isolirte knotenförmige Cuticularbildungen in diesen und namentlich in der mittleren Schicht der zwischen der Epidermis und den darunter liegenden Hypodermzellen befindlichen Membran.

Bei den Schliesszellen der Spaltöffnungen ist die Verkorkung gewöhnlich nicht nur auf die Aussenseite beschränkt, sondern setzt sich auch durch die Spalte verschieden weit in die innere Athemhöhle fort. Bei manchen Pflanzen sollen auch die an die Athemhöhle grenzenden Membranen der Mesophyllzellen und sogar auch die zwischen den Mesophyllzellen gelegenen Membranen zum Theil verkorkt sein (cf. de Bary III, 78—86); doch bedürfen diese Beobachtungen noch der Nachuntersuchung mit Hilfe der oben genannten specifischen Korkreagentien.

Erwähnen will ich schliesslich noch, dass nach neueren Untersuchungen von Berthold (II, 40) die Epidermiszellen vielfach einen weit complicirteren Bau besitzen sollen, insofern an die Cuticula nach aussen hin noch eine verholzte und eine aus reiner Cellulose bestehende Schicht grenzen soll. Ob aber eine derartige Structur häufig anzutreffen ist, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

Sehr eigenartige Cuticulargebilde finden sich ferner noch an den Epidermiszellen verschiedener Samenschalen. Dieselben wurden zuerst von Hegelmaier (III) an der Aussenhaut der Samen von *Elisanthe noctiflora* beobachtet, der conische Gebilde aufsitzen, die ihren chemischen Reactionen nach aus

verkorkter Membransubstanz bestehen müssen und in ihrem Innern aus weniger dichter Masse zusammengesetzt sind. Bei Behandlung zarter Querschnitte der betreffenden Samenschale mit Kalilauge zeigte sich aber, dass zwischen diesen Stäbchen noch eine aus reiner Cellulose bestehende Zwischensubstanz vorhanden war, die im reifen Samen zu einer dünnen Haut zusammengeschrumpft war; ebenso zeigte dann auch die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, dass die Cuticulargebilde, die im Folgenden nach der von Marloth herrührenden Terminologie als Differenzirungsstäbchen bezeichnet werden mögen, innerhalb der Aussenhaut durch chemische Differenzirung entstehen.

Durch Untersuchung anderer *Caryophyllaceen* fand Hegelmaier, dass bei sehr zahlreichen Arten dieser Familie ähnliche Verhältnisse zu beobachten sind; nur in der Form und Grösse der Differenzirungsstäbchen zeigten die verschiedenen Arten gewisse Verschiedenheiten; auch war die zwischen den Differenzirungsstäbchen gelegene Membransubstanz bei manchen Arten noch am reifen Samen vollkommen erhalten.

Von Lohde (II) wurde sodann gezeigt, dass ähnliche Differenzirungen auch bei einigen anderen Gattungen (*Portulaca grandiflora, Hemerocallis flava* u. a.) anzutreffen sind, bei denen die Differenzirungsstäbchen aber fast die ganze Aussenwand des Samens durchsetzen.

Marloth (I) hat endlich nachgewiesen, dass die Differenzirungsstäbchen in den Samenschalen eine ziemlich weitgehende Verbreitung besitzen, dass sie aber meist auf ganz bestimmte Lamellen der Aussenhaut beschränkt sind.

Ebenso wie die Epidermis sind nun ferner auch die Korkzellen, die bekanntlich an älteren Stamm- und Wurzeltheilen die Epidermis functionell ersetzen, durch stete Verkorkung ausgezeichnet, und zwar lassen sich an ihnen nach den Untersuchungen von Höhnel's im Allgemeinen drei verschiedene Schichten unterscheiden: Die Mittellamelle, die je zwei benachbarten Zellen gemeinsam ist, die Suberinlamelle und die Celluloselamelle. Von diesen ist jedoch nur die mittlere, die Suberinlamelle, an allen Korkzellen vorhanden und stets verkorkt. Die nach innen direkt an das Lumen der Zelle grenzende Celluloselamelle, die übrigens bei einigen Pflanzen (z. B. *Larix europaea*) ganz fehlt, ist stets suberinfrei, häufig aber verholzt; ebenso ist auch die Mittellamelle meist stark verholzt.

Einen gleichen Bau wie die Korkzellen besitzen ferner nach den Untersuchungen von Höhnel's die Zellen der verschiedenen in Schwefelsäure unlöslichen Scheiden, die er unter der Bezeichnung Endodermis zusammenfasst; es ist bei ihnen stets eine unverkorkte Mittellamelle vorhanden, der erst die verkorkte Suberinlamelle nach innen zu aufgelagert ist. Denselben Bau der Membran konnte endlich Zacharias (VI, 616) auch bei den ätherische Oele führenden einzelligen Sekretbehältern und ausserdem bei *Aloë, Mesembryanthemum* und *Hohenbergia* auch bei den Schleim- und Raphidenschläuchen nachweisen.

Nach Untersuchungen von K. Richter (II, 507) soll endlich auch bei einem Pilze (*Daedalea*) eine Verkorkung der Membranen stattfinden.

3. Die Einlagerung und Auflagerung wachsartiger Substanzen.

I. Im Anschluss an die Verkorkung mag zunächst die Einlagerung sogenannter wachsartiger Substanzen in die Zellmenbran besprochen werden. Dieselbe ist von der Suberinincrustation dadurch wesentlich unterschieden, dass die wachsartigen Substanzen schon beim Erwärmen der betreffenden Schnitte in Wasser bis nahe an den Siedepunkt desselben zusammenfliessen und in Tropfenform aus

der Membran austreten. Diese Tropfen sind in siedendem Alkohol vollkommen löslich und stimmen überhaupt in chemischer Hinsicht mit den sogleich näher zu besprechenden Wachsüberzügen vollkommen überein.

Das Wachs ist übrigens in den betreffenden Membranen stets so fein vertheilt, dass es innerhalb der intacten Membran ebenso wenig wie das Suberin und die anorganischen Incrustationen direkt beobachtet werden kann. Ausser durch Erwärmen lässt es sich aber auch direkt durch kochenden Alkohol aus der Membran ausziehen, und zwar tritt dann an den stark incrustirten Membranen stets eine bedeutende Volumverminderung ein, die auch durch nachheriges Eintragen in Wasser nicht wieder ausgeglichen werden kann.

Wie nun zuerst von DE BARY (IV) nachgewiesen wurde, sind Wachseinlagerungen in die Cuticula und die Cuticularschicht der Epidermiszellen ziemlich häufig, sie finden sich z. B. bei *Aloë verrucosa, Cycas revoluta, Hoya carnosa* u. a. Bei den Korkzellen scheinen dahingegen Wachsincrustationen bedeutend seltener vorzukommen; VON HÖHNEL (III, 577), der zahlreiche Korkarten in dieser Hinsicht untersuchte, beobachtete dieselben nur beim Kork verschiedener *Salix* spec.; in den Membranen anderer Gewebe sind Wachsincrustationen bisher noch nicht aufgefunden.

II. Wachsüberzüge finden sich an zahlreichen oberirdischen Pflanzentheilen und verleihen denselben, wenn sie in einiger Mächtigkeit ausgebildet sind, einen eigenartigen hell-blaugrünen Schimmer.

Was nun zunächst die stoffliche Zusammensetzung dieser Ueberzüge anlangt, so wurde von WIESNER (II) nachgewiesen, dass in denselben stets echte Fette, Glycerinester, enthalten sind; auch freie Fettsäuren und eine Anzahl anderer Substanzen sollen in ihnen vorkommen, doch fehlt es zur Zeit noch an genaueren Untersuchungen in dieser Hinsicht. Mikrochemisch sind die Wachsüberzüge der Epidermiszellen nach den Untersuchungen von DE BARY (IV, 132) dadurch charakterisirt, dass sie in Wasser stets unlöslich sind, in siedendem Wasser aber zusammenschmelzen, da ihr Schmelzpunk stets unter 100° liegt. Sie sind ferner unlöslich oder nur sehr schwer löslich in kaltem Alkohol, werden aber von siedendem Alkohol stets vollständig aufgelöst. In Aether sind sie zum Theil leicht löslich, zum Theil schwer löslich oder unlöslich.

In morphologischer Hinsicht lassen sich nun 3 verschiedene Arten von Wachsüberzügen unterscheiden: Bei der ersten Art bildet das Wachs eine vollständig zusammenhängende Kruste über der Epidermis, bei der zweiten tritt dasselbe in Form von rundlichen Körnchen, bei der dritten in Gestalt von Stäbchen auf.

1. Zusammenhängende Wachskrusten, die nur über den Schliesszellen unterbrochen sind, finden sich z. B. an den Blättern und grünen Stengeltheilen verschiedener *Sempervivum* und *Euphorbia* spec.; meist erreichen dieselben nur eine geringe Mächtigkeit und erscheinen vollkommen homogen. Bei manchen Pflanzen, wie z. B. *Panicum turgidum*, zeigen sie jedoch bereits eine mehr oder weniger deutliche Streifung senkrecht zur Oberfläche. Sehr complicirt gebaut sind aber die bis 0,66 Millim. dicken Wachskrusten (Fig. 25, A), die sich an den Stämmen von *Klopstockia cerifera* finden und ebenfalls nur über den Spaltöffnungen von einem schmalen Canale (S—S' Fig. 25, A) durchsetzt werden. An diesen Wachskrusten treten nach den Untersuchungen von DE BARY (IV, 169) zunächst völlig durchsichtige Flächen hervor, die senkrecht zur Oberfläche verlaufen und die Wachskrusten in Prismen zerlegen, die mit den darunter liegenden Epidermiszellen gleichen Querschnitt besitzen. Ausserdem wurde aber von DE

Bary an den zwischen diesen Grenzschichten gelegenen Prismen in drei Richtungen Streifung beobachtet: nämlich einerseits parallel und senkrecht zur Oberfläche und andererseits auch noch in einer zur Oberfläche schrägen Richtung. Die letztgenannte Streifung tritt jedoch nur an der äusseren Partie der Prismen deutlich hervor (cf. Fig. 25, A u. C).

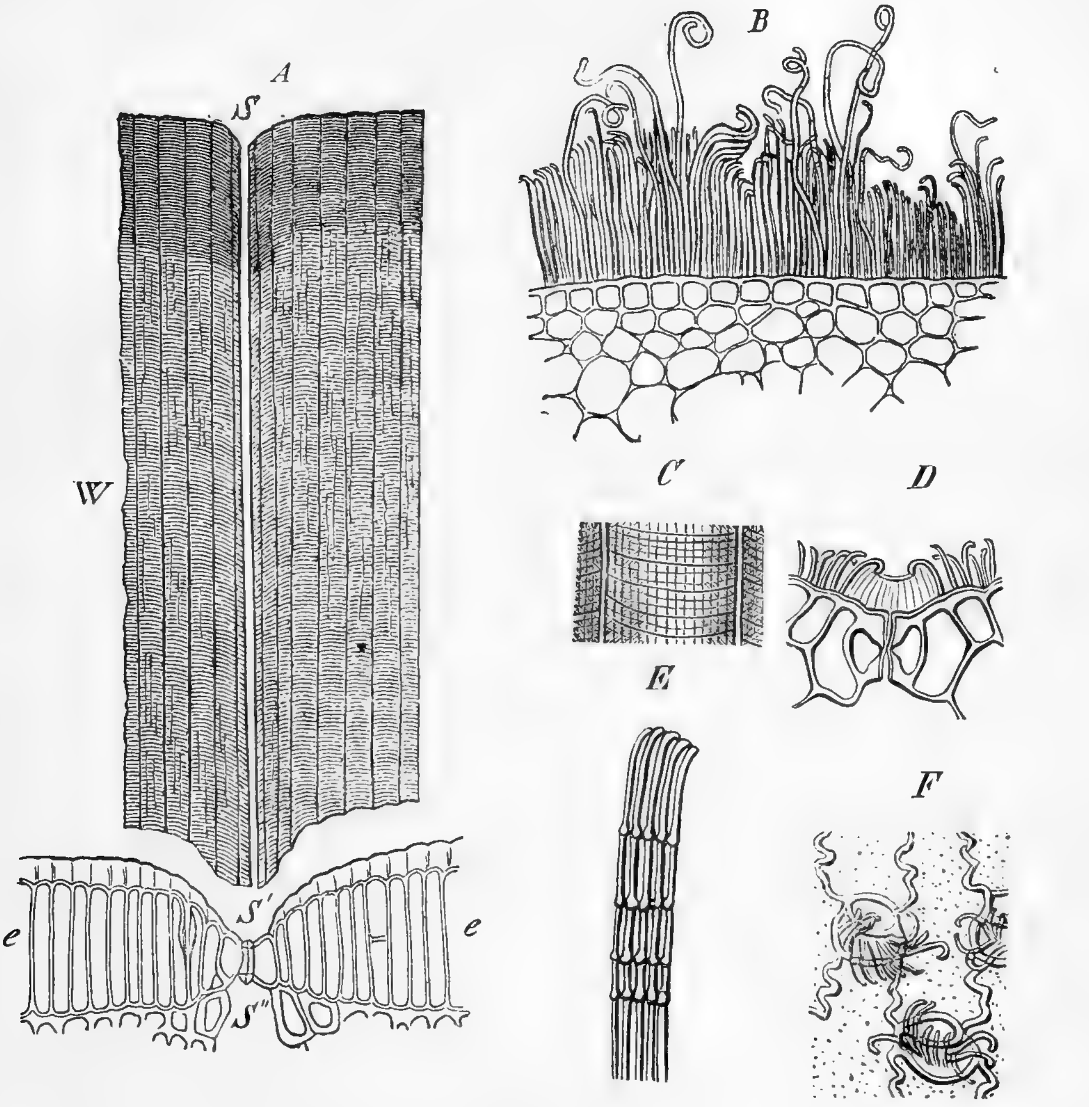


Fig. 25. (B. 561.)

A *Klopstockia cerifera,* Stamminternodium, Querschnitt. e—e Epidermis, S′S″ Spaltöffnung, W Wachsüberzug mit Canal (SS′) über der Spaltöffnung (116). B *Saccharum officinarum,* Knoten, Querschnitt (142). C Fragment eines Durchschnittes durch die Wachskruste von *Klopstockia cerifera* (600). D Epidermis der Blattunterseite von *Strelitzia ovata* (375). E Fragment eines Stäbchenbündels von der Frucht von *Benincasa cerifera* (975). F Epidermis eines Stengelknotens von *Sorghum bicolor* (375). Nach de Bary.

Bewirkt werden diese feineren Structurverhältnisse höchst wahrscheinlich dadurch, dass in der Wachskruste zum mindesten zwei verschiedene Substanzen enthalten sind; wenigstens beobachtete de Bary, dass ein Theil der Kruste schon in kaltem Alkohol löslich ist, und dass die feinere Structur an den mit kaltem Alkohol behandelten Schnitten am deutlichsten hervortritt.

Von Interesse ist es auch, dass der im Allgemeinen ähnliche Wachsüberzug von *Chamaedorea Schiedeana* nach de Barv (IV, 173) gleichmässig mit Kieselsäure incrustirt sein soll, während bei *Kerria japonica* nur die innerste Schicht des Wachsüberzuges Kieselsäure-haltig sein soll.

2. Wachsüberzüge in Form von Körnchen sind wohl am meisten in der Pflanzenwelt verbreitet und zwar liegen diese Körnchen meist in einfacher Schicht über der Cuticula, nur bei wenigen Pflanzen, wie z. B. *Ricinus communis*, und

Abies pectinata sind sie in mehreren Schichten übereinander gehäuft. Die in einfacher Schicht liegenden Körnchen sind an ausgewachsenen Pflanzentheilen häufig derartig genähert, dass sie eine zusammenhängende Kruste bilden, wie z. B. bei *Tulipa silvestris*, dem Weisskohl u. a.; meist sind sie jedoch durch deutliche Zwischenräume von einander getrennt, die gewöhnlich ihrem eigenen Durchmesser ungefähr gleich sind, bei manchen Pflanzentheilen aber auch bedeutend grösser sein können (Blattoberseite von *Tropaeolum majus*).

Die einzelnen Körnchen besitzen stets rundliche Gestalt, häufig sind sie auch in der Richtung senkrecht zur Oberfläche der Epidermiszellen etwas in die Länge gestreckt. Die Grösse der einzelnen Körner beträgt nach DE BARY selten über 1 μ, bei den mehrschichtigen Ueberzügen stets bedeutend weniger.

Von Interesse ist es noch, dass im Gegensatz zu den übrigen Wachsüberzügen, die über den Spaltöffnungen gerade unterbrochen sind, bei zahlreichen *Coniferen*, wie zuerst von WILHELM (I) gezeigt wurde, die gesammte äussere Athemhöhle der eingesenkten Spaltöffnungen mit einem Haufwerk von Wachskörnchen ausgefüllt ist. Diese Körnchen lassen aber zwischen sich stets noch feine Canäle frei, die eine Luftcirculation durch die Spaltöffnungen ermöglichen.

3. Ein Stäbchenüberzug findet sich in mächtigster Ausbildung an den dicht unter den Knoten gelegenen Stengeltheilen von *Saccharum*, die schon dem unbewaffneten Auge durch ihre blaugrüne Farbe auffallen. Die einzelnen Stäbchen (cf. Fig. 25, B.) erreichen hier nach DE BARY eine Länge von 150 μ bei einer Dicke von 2—4 μ; sie stehen alle senkrecht zur Oberfläche und sind an dem von der Epidermis abgekehrten Ende in der verschiedenartigsten Weise gekrümmt und gedreht. Sie bedecken die sämmtlichen Epidermiszellen mit Ausnahme der Spaltöffnungen und Haare.

Aehnliche Ueberzüge, wenn auch meist in geringerer Ausbildung, sind noch an verschiedenen Pflanzen beobachtet. Bei manchen sind die Stäbchenüberzüge jedoch nur auf ganz bestimmte Zellen der Oberhaut beschränkt; so treten dieselben z. B. bei *Sorghum bicolor* nur auf den zwischen den langen Epidermiszellen gelegenen kurzen Zellen auf (cf. Fig. 25, F.)

Bei *Strelitzia ovata* befindet sich um die Spaltöffnungen herum ein geschlossener Ring, der sich genau über den zwischen den Nebenzellen der Spaltöffnungen und den benachbarten Epidermiszellen befindlichen Wänden erhebt (cf. Fig. 25, D).

Von Interesse ist endlich noch das von DE BARY eingehend beschriebene Verhalten der Wachsüberzüge auf der Frucht von *Benincasa cerifera*. Bei dieser sind zunächst die Epidermiszellen mit Ausnahme der Spaltöffnungsschliesszellen mit einer feinen netzartig durchbrochenen Wachshaut überzogen, die jedoch später allein über den Seitenwänden der Epidermiszellen erhalten bleibt, während auf den übrigen Partien der Cuticula sich Bündel zusammenhängender Wachsstäbchen erheben, die noch dadurch ausgezeichnet sind, dass sie knotenartige Verdickungen besitzen, die bei den Stäbchen ein und desselben Bündels alle ungefähr in gleicher Höhe liegen. Fig. 25, E, stellt ein solches Bündel von Wachsstäbchen dar.

Nach den Untersuchungen von WIESNER (I u. II) sind alle soeben beschriebenen Gebilde mit Ausnahme der homogenen Wachskrusten optisch anisotrop. Der genannte Autor hat denn auch die Ansicht vertreten, dass dieselben eine krystallinische Struktur besässen. Doch können die aus den Lösungen der Wachsüberzüge abgeschiedenen Krystalle in dieser Hinsicht wohl nicht als Beweis herangezogen werden, auch haben sich in keinem Falle an den Elementen der Wachsüberzüge irgendwie auf Krystalle hindeutende Flächen beobachten lassen. Eine genauere

Untersuchung über die Orientierung der optischen Achsen in den verschiedenen Wachsüberzügen fehlt zur Zeit noch.

Die Entwicklung der Wachsüberzüge wurde ebenfalls von DE BARY (V, 576) näher untersucht. Er fand zunächst, dass die Körner- und Stäbchenüberzüge sich stets auf der unveränderten Cuticula bilden, dass eine direkte Verwandlung von Cuticularsubstanz in die betreffenden Wachsüberzüge dagegen in keinem Falle stattfindet. Ferner konstatirte der genannte Autor, dass sich auch zur Zeit der Bildung der Wachsüberzüge weder im Plasmakörper, noch im Zellsaft der betreffenden Epidermiszellen irgend welche Spuren von Wachs nachweisen lassen. Dagegen konnte DE BARY feststellen, dass der Membran der betreffenden Zellen während der Entwicklung der Wachsüberzüge stets auch Wachs eingelagert ist, das beim Erwärmen der betreffenden Schnitte ebenso, wie die oben bereits erwähnten Wachsincrustationen, aus der Cuticula und den Cuticularschichten in Tropfenform hervortritt. Bei *Heliconia farinosa* wurde diese Tropfenausscheidung auch an den Membranen solcher Epidermiszellen beobachtet, an denen die Bildung der Wachsüberzüge noch nicht begonnen hatte.

Schliesslich mögen an dieser Stelle auch die stäbchen- oder nadelförmigen Gebilde Erwähnung finden, welche die Köpfchenzellen der an der Blattunterseite der sogen. Gold- und Silberfarne befindlichen Haare bedecken und diesen ihr eigenartiges Aussehen verleihen. Der Substanz nach sind diese Stäbchen von den soeben besprochenen Wachsüberzügen dadurch unterschieden, dass sie zum grössten Theil schon in kaltem Alkohol löslich sind; man schreibt ihnen deshalb auch gewöhnlich, obgleich zuverlässige Untersuchungen fehlen, eine harzartige Zusammensetzung zu. Aehnliche Gebilde finden sich auch an verschiedenen *Primula* spec. (cf. DE BARY III, 105, und WIESNER II, 235, Anm.)

4. Die Verholzung der Membran.

Zur Nachweisung der Verholzung haben wir zur Zeit eine grosse Anzahl zum Theil sehr auffallender Farbenreactionen (cf. SINGER I). So bewirkt zunächst salzsaures, sowie schwefelsaures Anilin eine intensive Gelbfärbung der verholzten Membranen; Phloroglucin und Salzsäure färben dieselben roth bis violett, Pyrrol und Salzsäure und ebenso Indol und Schwefelsäure kirschroth, Resorcin und Schwefelsäure bei Gegenwart geringer Säuremengen violett, wenn reichlich Säure vorhanden tiefroth, Phenol und Salzsäure grün bis blau. Die letztgenannte Reaction gelingt jedoch nur im direkten Sonnenlicht oder wenn nach der von SINGER (I) vorgeschlagenen Methode das zu prüfende Präparat zunächst mit Phenol und chlorsaurem Kali und dann mit Salzsäure befeuchtet wird, bevor die Lösung von Phenol in concentrirter Salzsäure zugesetzt wird. Eine gleiche Färbung wie Phenol sollen endlich nach neueren Untersuchungen von MOLISCH (III) auch Thymol und Salzsäure, ebenfalls am besten mit chlorsaurem Kali kombinirt, hervorrufen, und zwar soll diese Reaction noch durch grössere Empfindlichkeit den Vorzug verdienen.

Ausserdem sind die verholzten Membranen dadurch ausgezeichnet, dass sie mit Jod und Schwefelsäure, sowie Chlorzinkjod sich nicht mehr bläuen, sondern wie die Korkzellen nur gelb oder braun färben und endlich in Kupferoxydammoniak, häufig auch in Schwefelsäure unlöslich sind.

Schliesslich hat man auch aus dem Verhalten gegen verschiedene Farbstoffe Schlüsse auf die Verholzung gezogen; ich will in dieser Beziehung nur erwähnen, dass nach eigenen Beobachtungen in einem Gemisch von Haematoxylin und

Bismarckbraun im allgemeinen jedenfalls die verholzten Membranen sich braun, die unverholzten aber violett färben.

Es frägt sich nun zunächst, ob alle die genannten Reactionen bei ein und derselben Membran stets in gleichem Sinne ausfallen und ob sie also eine ganz unzweideutige Unterscheidung zwischen verholzten und unverholzten Membranen zulassen; nach den in dieser Hinsicht vorliegenden Untersuchungen lässt sich ein sicheres Urtheil über diese Frage noch nicht fällen. Noch weniger ist es aber zur Zeit möglich, darüber genaue Auskunft zu geben, welche Processe der Verholzung zu Grunde liegen. Von Wichtigkeit ist jedoch in dieser Beziehung, dass nach einer Behandlung mit Kalilauge oder Salpetersäure die verholzten Membranen — meist viel eher als die verkorkten — mit Jod und Schwefelsäure oder mit Chlorzinkjod stets die gewöhnlichen Cellulosereactionen geben.

Man hat deshalb auch vielfach angenommen, dass die Verholzung lediglich auf der Inkrustirung der Cellulosemembran mit einer in den genannten Reagentien löslichen Substanz, dem Lignin, beruhte. Dies Lignin müsste ferner nach Analysen von verschiedenen Holzarten der Masse nach ungefähr die Hälfte der ganzen Membran ausmachen und nicht unbeträchtlich kohlenstoffreicher als die reine Cellulose sein (cf. Beilstein I, 863). In welcher Weise nun aber die verschiedenartigen Reactionen der verholzten Membranen von dem seiner chemischen Constitution nach gänzlich unerforschten Lignin abhängen sollten, blieb vollkommen unerklärt.

Dahingegen ist es nun neuerdings gelungen, das Vorkommen von zwei in chemischer Hinsicht sehr wohl bekannten Verbindungen in den verholzten Zellmembranen zum mindesten sehr wahrscheinlich zu machen: es sind dies das Coniferin und das Vanillin, von denen das erstere ein Glucosid, das letztere aber ein Spaltungsprodukt des Coniferins darstellt und als primärer Methyläther des Protocatechusäurealdehydes aufzufassen ist (cf. Husemann I, 338).

Die Gegenwart des Coniferins in den verholzten Membranen schloss von Höhnel (IV) namentlich daraus, dass das Coniferin mit Phenol und Salzsäure ganz dieselbe Reaction giebt, wie wir sie oben für die verholzte Zellmembran angegeben haben; auch gegen Thymol und Salzsäure verhält sich nach Molisch (III) das Coniferin im Wesentlichen gleich.

Da nun das Coniferin in Wasser löslich ist, war es ferner wahrscheinlich, dass sich dasselbe durch siedendes Wasser würde der Membran entziehen lassen, in der That gelingt auch die Phenol-Salzsäure-Reaction nicht mehr, wenn die betreffenden Membranen längere Zeit hindurch [nach Singer (I) etwa 18 Stunden] mit siedendem Wasser ausgezogen sind, während dann der wässrige Extract mit Phenol-Salzsäure die Coniferin-Reaction giebt. Wenn nun auch bislang das Coniferin aus dem betreffenden Extrakte noch nicht hat isolirt und rein dargestellt werden können, so dürfte somit das Vorkommen desselben in den mit Phenol- oder Thymol-Salzsäure in der angegebenen Weise reagirenden Membranen zum mindesten sehr wahrscheinlich sein; da nun aber nach den Untersuchungen von Höhnel und Molisch's diese Reactionen ganz allgemein bei den verholzten Membranen gelingen, so dürfte somit das Coniferin in der That als constanter Bestandtheil der verholzten Membranen anzusehen sein.

In entsprechender Weise hat nun ferner Singer (I) auch das Vorhandensein des Vanillins in den verholzten Membranen nachzuweisen gesucht. Er zeigte einerseits, dass eine Lösung von chemisch reinem Vanillin mit Phloroglucin und Salzsäure, Anilin, Indol und Pyrrol ganz dieselben Reactionen giebt wie die ver-

holzten Membranen; nur Phloroglucin und Schwefelsäure, sowie Resorcin und Schwefelsäure geben etwas abweichende Farbentöne, die jedoch recht wohl durch irgend welche fremdartigen Beimengungen veranlasst werden können. Ausserdem fand SINGER, dass ein durch siedendes Wasser aus den verholzten Membranen gewonnener Extrakt ebenfalls die Vanillinreactionen giebt und, nachdem er in genügender Weise eingedampft ist, deutlichen Vanillegeruch entwickelt; allerdings gaben die verholzten Membranen selbst nach $1\frac{1}{2}$ Monate langem Kochen in Wasser mit den oben genannten Reagentien immer noch dieselben Reactionen, auch ist eine Reindarstellung des Vanillins direkt aus dem Holze bisher ebensowenig wie die des Coniferins gelungen.

Immerhin dürfte es nach dem Obigen wahrscheinlich erscheinen, dass die beschriebenen Farbenreactionen in der That durch Coniferin und Vanillin hervorgebracht werden, es muss jedoch erst noch durch weitere Untersuchungen festgestellt werden, in wie weit diese Substanzen die Löslichkeitsverhältnisse und das Verhalten der betreffenden Membranen gegen Jodpräparate beeinflussen und in welchem Verhältnisse sie zu dem hypothetischen Lignin stehen.

Es ist ja zunächst denkbar, dass die beiden genannten Substanzen Zersetzungs produkte des Lignins darstellen, die erst durch die Reagentienwirkung in den betreffenden Membranen entstehen; allerdings ist dies, da die betreffenden Substanzen schon durch siedendes Wasser den verholzten Membranen entzogen werden können sollen, wohl sehr unwahrscheinlich; letzterer Umstand dürfte auch gegen eine direkte chemische Verbindung zwischen der Cellulose und dem Coniferin und Vanillin sprechen.

Viel grössere Wahrscheinlichkeit dürfte dagegen die Annahme für sich haben, dass das sogen. Lignin überhaupt keine bestimmte chemische Verbindung darstellt, sondern dass ein Gemisch verschiedenartiger Substanzen, unter denen sich auch Coniferin und Vanillin befinden, durch ihr gleichzeitiges Eindringen in die Zellmembran den sogen. Verholzungsprocess derselben bewirken.

Für eine solche Annahme spricht auch der Umstand, dass nach SINGER (I) noch zwei weitere Substanzen constant in den verholzten Geweben vorkommen sollen, von denen die eine allerdings nur dadurch charakterisirt ist, dass sie sich mit Salzsäure gelb färbt und in Wasser löslich ist, die andere aber gummiartige Beschaffenheit besitzen soll.

Schliesslich bleibt nun aber nach den vorliegenden Untersuchungen die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass das Coniferin und Vanillin bei dem Verholzungsprocesse eine mehr accessorische Rolle spielen, vielleicht als Nebenprodukte bei demselben auftreten, während die mit der Verholzung verbundenen Aenderungen der Löslichkeitsverhältnisse und physikalischen Eigenschaften der Zellmembranen durch ganz andere Processe hervorgebracht werden.

Da wir somit über das Wesen des Verholzungsprocesses noch so sehr im Unklaren sind, dürfte es auch nur ein geringes Interesse bieten, die Resultate der über die Verbreitung der Verholzung in den verschiedenen Gewebesystemen vorliegenden Untersuchungen zusammenzustellen. Ich will mich desshalb auch auf die Bemerkung beschränken, dass namentlich mit Hilfe von Anilinsulfat, Phloroglucin und Indol diesbezügliche Untersuchungen unternommen wurden, aus denen hervorgeht, dass mit Ausnahme des Siebröhrensystems gelegentlich in allen Gewebssystemen verholzte Zellmembranen vorkommen können, wenn auch im Allgemeinen nur die Elemente des Holzkörpers durch starke Verholzung ausgezeichnet sind. Bezüglich weiterer Details verweise ich auf BURGERSTEIN (I) und NIGGL (I). Von diesen Autoren wurde auch an den Membranen einiger Pilze und

Flechten Verholzung nachgewiesen, eine Angabe, die jedoch RICHTER (II) nach der Phloroglucin-Salzsäure-Reaction nicht bestätigen konnte (cf. dagegen HARZ I).

5. Die Verschleimung der Membran und die übrigen Schleimbildungen der Pflanzenzelle.

Als Verschleimung der Zellmembran bezeichnet man gewöhnlich denjenigen Process, durch den dieselbe in einen stark quellungsfähigen Zustand übergeführt wird, der schliesslich sogar bis zur vollständigen Löslichkeit der Zellmembran gesteigert werden kann. Wie wir jedoch im zweiten Theile noch näher sehen werden, zeigen auch die echten Cellulosemembranen bezüglich ihrer Quellungsfähigkeit grosse Schwankungen und es sind namentlich an den sogen. hygroskopischen Pflanzentheilen häufig Membranen anzutreffen, die einen hohen Grad von Quellungsfähigkeit besitzen, ohne sich im Uebrigen von echten Cellulosemembranen zu unterscheiden. Ebenso sind nun ferner auch die als Pflanzenschleime oder Gummiarten bezeichneten Substanzen durch sehr verschieden starke Quellungsfähigkeit ausgezeichnet und es besteht ein ganz allmählicher Uebergang von den stark quellungsfähigen Membranen zu den schon in kaltem Wasser löslichen Gummiarten, zu denen z. B. das *Gummi arabicum* gehört. Es ist somit auch eine Classificirung der stark quellungsfähigen Umwandlungsprodukte der Cellulose und der verwandten Körper nach dem physikalischen Verhalten derselben nicht ausführbar.

Ebenso ist es aber auch bei unseren mangelhaften Kenntnissen über die chemische Constitution der Kohlehydrate zur Zeit nicht möglich, eine Eintheilung derselben nach ihren chemischen Eigenschaften streng durchzuführen. Selbst die vielfach übliche Unterscheidung von Pflanzenschleimen und Gummiarten wird von den verschiedenen Autoren noch in verschiedener Weise begründet und es scheint mir somit am zweckmässigsten, alle die verschiedenen Cellulosemodificationen und verwandten Körper, die mit der Cellulose ihrer procentischen Zusammensetzung nach übereinstimmen, sich aber durch starke Quellungsfähigkeit oder Löslichkeit in Wasser von dieser unterscheiden unter der gemeinsamen Bezeichnung der Pflanzenschleime oder Pflanzengallerte zusammenzufassen.

Allerdings kann schonjetzt als sichergestellt gelten, dass mit der Verschleimung in vielen Fällen tiefgreifende chemische Umlagerungen verbunden sind. Dies geht schon daraus hervor, dass ein Theil der Pflanzenschleime bei der Oxydation mit Salpetersäure neben Oxalsäure Schleimsäure entwickelt, die bei der gleichen Behandlung der Cellulose niemals entsteht. Auch zeigen dieselben gegen Jodlösungen ein sehr verschiedenartiges Verhalten, es werden nämlich die einen schon durch Jod allein gebläut, andere dagegen nur durch Jod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod, wieder andere werden endlich durch Jodpräparate unter keinem Umstande gefärbt. Auch gegen Kupferoxydammoniak verhalten sich die verschiedenen Schleimarten verschieden.

Bemerkenswerth ist es jedoch, dass alle bisher näher untersuchten Schleimarten ihrer procentischen Zusammensetzung nach mit der Cellulose vollkommen übereinstimmend gefunden wurden, und es ist somit auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die mit der Verschleimung verbundene Aenderung der physikalischen Eigenschaften in manchen Fällen nur durch eine Lockerung von Molecularverbindungen oder durch einen Zerfall der Micellen hervorgebracht wird.

Erwähnen will ich schliesslich noch, dass viele Schleimarten mit dem von SZYSZYLOWICZ zuerst verwandten Corallin (Rosolsäure) eine sehr intensiv rothe

Färbung annehmen; auch durch das HANSTEIN'sche Anilingemisch werden dieselben zum Theil sehr charakteristisch gefärbt (cf. W. BEHRENS I, 311); ausserdem kann namentlich noch ihre Unlöslichkeit in Alkohol bei starker Quellung in Wasser zur Nachweisung der Pflanzenschleime dienen.

Was nun die Entstehung der Pflanzenschleime anlangt, so muss zunächst hervorgehoben werden, dass sie keineswegs alle durch Umwandlung echter Cellulose entstehen, vielmehr scheint dies der bedeutend seltenere Fall zu sein und der Pflanzenschleim meist schon bei seiner Bildung den gallertartigen Zustand zu besitzen; auch wird der Pflanzenschleim sicher in einigen Fällen ohne Berührung mit der Zellmembran im Inneren des Plasmakörpers gebildet. In vielen Fällen ist allerdings die Entwicklung der Schleime noch nicht mit der genügenden Sorgfalt erforscht, und ich ziehe es deshalb auch vor, die nun folgende Beschreibung der wichtigsten Fälle der Schleimbildung nach den Organen, in denen dieselbe stattfindet, zu gruppiren und werde bei dieser Gelegenheit auch nachträglich noch die im Innern der Pflanzenzellen auftretenden Schleimbildungen mit besprechen.

Bei den Phanerogamen findet nun zunächst bei einer ganzen Anzahl von Pflanzen eine Schleimbildung in der Oberhaut der Samen und Schliessfrüchte statt. Wie neuerdings von KLEBS (III, 581) hervorgehoben wurde, dienen diese Schleimschichten einerseits zur Befestigung des Samens im Boden, andererseits spielen sie auch vermöge ihrer wasseranziehenden Kraft bei der Wasserversorgung der ganzen Keimpflanze eine wichtige Rolle.

Es tritt nun in diesen Fällen keineswegs eine Verschleimung der gesammten Wandung der betreffenden Epidermiszellen ein, vielmehr lassen sich auch an der Epidermis des reifen Samens die Cuticula und die Radialwände der primären Cellulosemembran meist noch ohne erhebliche Schwierigkeit nachweisen. Die Schleimschichten bilden denn auch in allen näher untersuchten Fällen eine secundäre Membranverdickung, die erst, nachdem die betreffenden Epidermiszellen vollkommen oder wenigstens nahezu ihre definitive Grösse erreicht haben, ausgebildet wird.

Die Dicke der Schleimschicht ist an den verschiedenen Wänden meist eine verschiedene. So werden z. B. bei *Plantago Psyllium* nur die Aussenwände verdickt, und es schreitet diese Verdickung allmählich so weit fort, dass schliesslich nur noch ein ganz enges spaltenförmiges Lumen in den betreffenden Zellen übrig bleibt.

Complicirter verhalten sich die Samenschalen verschiedener *Cruciferen*, bei denen zuerst die Aussenwand und die Radialwand mit einer schleimigen Masse verdickt werden, später aber der auf diese Weise frei gebliebene conische Raum der Zelle ebenfalls mit Cellulose ausgefüllt wird, die aber im Gegensatz zu der erstgebildeten Verdickung nicht durch besondere Quellungsfähigkeit ausgezeichnet ist.

Bei manchen Pflanzen findet auch ein periodischer Wechsel der Quellungsfähigkeit in den betreffenden Zellen statt, so finden sich z. B. in den Epidermiszellen des Samens von *Pyrus Cydonia* kappenförmige Schichten, die abwechselnd in Wasser löslich und unlöslich sind; auch der unlösliche Theil des Schleimes quillt jedoch in Wasser stark auf und stimmt insofern mit dem löslichen Schleim überein, dass er schon durch Jod allein weinroth und blau gefärbt wird (FRANK I, 167).

Bei manchen Pflanzen (z. B. *Salvia silvestris)* befindet sich auf der Innenseite

der Schleimschicht ein Schraubenband von geringerer Quellungsfähigkeit, das beim Hervortreten des Schleimes in steile Windungen ausgezogen wird.

Bezüglich weiterer Einzelheiten, die übrigens namentlich in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht zum Theil noch unvollständig untersucht sind, verweise ich auf die Arbeiten von HOFMEISTER (II), NAEGELI (VII), FRANK (I), ULOTH (I), SCHENK (I), ABRAHAM (I), VESQUE (II, 184), FICKEL (I) und KLEBS (III, 581).

Erwähnen will ich nur noch, dass nach den vorliegenden Untersuchungen der Schleim jedenfalls in den meisten Fällen nicht erst aus Cellulose hervorgeht, sondern sogleich in dem stark quellungsfähigen Zustande gebildet wird. Doch sind auch verschiedenartige Aenderungen in der Consistenz der Schleime beobachtet worden. So giebt z. B. ABRAHAM (I, 608) an, dass die secundäre Verdickung der Epidermiszellen des Samens von *Erysimum cheiranthoides* zur Zeit der Bildung stark quellungsfähig sein soll, während sie mit der vollständigen Reife diese Fähigkeit verlieren und sich ganz wie gewöhnliche Cellulose verhalten soll; nach FRANK (I, 171) soll ferner in den Oberflächenzellen der Früchte von *Salvia silvestris* die innerste Schicht, die die bereits erwähnten spiraligen Streifen liefert, bei ihrer Entstehung ebenfalls stark quellungsfähig sein und erst allmählich an Quellungsfähigkeit verlieren.

Nicht selten findet nun ferner auch eine Schleimbildung in den inneren Partien des Samens statt. Dies ist zunächst der Fall bei den Zellen der Cotyledonen von *Tropaeolum majus* und verschiedenen *Papilionaceen* und den Endospermzellen vieler, vielleicht aller *Primulaceen* (cf. NAEGELI V, 210, und FRANK I, 175).

Diese bestehen aus einer primären Membran, die die Reactionen der reinen Cellulose giebt, und aus einer in Wasser stark quellungsfähigen Schicht, die sich schon mit Jod allein blau färbt; aus letzterer lässt sich ferner mit kochendem Wasser eine gummiartige Substanz ausziehen, es bleibt dann aber immer noch eine geschlossene Membran zurück, die zwar bedeutend an Dichtigkeit verloren hat, mit Jod aber noch in gleicher Weise reagirt; es geht hieraus hervor, dass diese Reaction nicht einfach auf einer Einlagerung von Stärkesubstanz in die Schleimschicht beruhen kann.

Wie von FRANK (I, 175) speciell für *Tropaeolum* nachgewiesen wurde, werden diese Verdickungen erst innerhalb der ausgewachsenen Zelle gebildet und zeigen von Anfang an die gleichen Reactionen.

Abweichend von den soeben betrachteten Fällen verhalten sich die Endospermzellen von *Ceratonia siliqua;* bei diesen zeigt im ausgebildeten Zustande nur eine zarte dem mittleren Zellraum unmittelbar anliegende Lamelle die normalen Cellulosereactionen, während gerade die äussere Zellschicht im Wasser stark aufquillt und auch in Jod und Schwefelsäure sich nicht mehr färbt. Die zwischen den einzelnen Zellen liegenden Schleimschichten haben somit grosse Aehnlichkeit mit der Intercellularsubstanz thierischer Gewebe. Leider scheint die Entwicklungsgeschichte derselben noch nicht untersucht zu sein.

Gehen wir nun zu den vegetativen Organen über, so finden wir zunächst eine sehr reichliche Schleimbildung an vielen Laubknospen. Dieselbe findet bei diesen an verschiedenartig gestalteten Trichomgebilden statt, und zwar nach den Untersuchungen von HANSTEIN (III) stets durch Metamorphose einer unmittelbar unter der Cuticula gelegenen Membranschicht; durch Sprengung der Cuticula treten dann später die Schleimschichten frei nach aussen. Bei zahlreichen Pflanzen ist das Sekret jedoch mit einer in Alkohol löslichen »harz-

artigen« Substanz vermengt, die sich aber ebenfalls zunächst zwischen Cuticula und der darunter liegenden Celluloseschicht ansammelt.

Von RADLKOFER (II, 100) wurde sodann nachgewiesen, dass in den Epidermiszellen verschiedener Gewächse (*Erica caffra*, *Arbutus Unedo* u. a.) eine Verschleimung der Innenwand stattfindet.

In den Blättern von *Loranthus* und *Viscum* fand ferner MARKTANNER-TURNERETSCHER (I, 437) schleimführende Zellen, die namentlich in der Nähe der Gefässbündelendigungen lagen. Bei diesen soll die Schleimbildung ganz allmählich bis zur vollständigen Ausfüllung des Lumens der betreffenden Zellen führen.

Bei vielen *Malvaceen* (*Althaea officinalis*, *Malva vulgaris*) sind sodann im gesammten Parenchymgewebe, namentlich aber im Rhizom, schleimführende Zellen anzutreffen. Bei diesen tritt nach den Untersuchungen von FRANK (I, 165) der Schleim, der sich mit Jod und Schwefelsäure nur gelb färbt, stets als secundäre Verdickung der Membran auf, während die primäre Cellulosemembran unverändert bleibt.

Dahingegen entsteht der Schleim, der in den meisten Orchideenknollen einen Theil der parenchymatischen Zellen im ausgebildeten Zustande vollkommen erfüllt, nach den Untersuchungen von FRANK inmitten des Plasmakörpers in Form eines kugligen Tropfens, der zunächst dem Zellkern anliegt und erst durch allmähliches Wachsthum das Lumen der betreffenden Zellen vollkommen ausfüllt. Diese Zellen sind ferner noch dadurch ausgezeichnet, dass sie stets ein Raphidenbündel von Calciumoxalat enthalten, und es ist wahrscheinlich, dass die in den Raphidenschläuchen ganz allgemein anzutreffenden Schleime im Wesentlichen stets eine ähnliche Entwicklung besitzen.

Der im Rhizom von *Symphytum officinale* enthaltene Schleim unterscheidet sich von dem der Orchisknollen nach FRANK dadurch, dass er von seiner Entstehung an mit den übrigen Zellbestandtheilen gemischt bleibt und auch nicht auf bestimmte Zellen beschränkt ist.

Auch der in den Schleimbehältern von *Tilia*, *Angiopteris* u. a. enthaltene Schleim entsteht jedenfalls zum grössten Theil durch direkte Metamorphose der Inhaltsstoffe der schleimbildenden Zellen, wenn bei diesen auch schliesslich stets die Zellmembran ebenfalls verflüssigt wird (FRANK II, 112).

Eine Gummibildung von ganz allgemeiner Verbreitung findet sich ferner nach neueren Untersuchungen von TEMME (II, cf. auch FRANK II) bei allen Laubhölzern und zwar sowohl an künstlichen Wundstellen wie auch überall da, wo während der normalen Entwicklung der Pflanze eine Abtrennung irgendwelcher Theile stattfindet. Das Gummi soll hier stets auf Kosten der Inhaltsbestandtheile der Amylomzellen entstehen und erst von diesen aus in die Gefässe und Tracheïden secernirt werden. Die Substanz dieses Sekretes unterscheidet sich aber dadurch ganz wesentlich von den bisher betrachteten Pflanzenschleimen, dass sie in Wasser nicht einmal aufquillt und selbst in Kalilauge und Schwefelsäure unlöslich ist. Sie stimmt jedoch nach TEMME insofern mit den übrigen Gummiarten überein, als sie, wie diese, bei der Oxydation mit Salpetersäure Oxalsäure und Schleimsäure liefern soll. Von Interesse ist es noch, dass sich diese Gummitropfen nach TEMME mit Phloroglucin und Salzsäure ebenso wie die verholzten Membranen roth färben sollen. Die Function dieser Gummibildungen haben wir mit TEMME unzweifelhaft darin zu suchen, dass dieselben einen hermetischen Verschluss des Gefässsystems bewirken, wozu sie allerdings nur in Folge ihrer Unlöslichkeit in Wasser befähigt sind.

Noch nicht vollkommen aufgeklärt ist sowohl ihrer inneren Ursache, als auch ihrer physiologischen Bedeutung nach, die namentlich bei einigen *Amygdaleen* und *Mimoseen* zu beobachtende enorme Gummibildung, bei der das Gummi oft in grosser Menge nach aussen abgeschieden wird. Bei dieser sogen. Gummosis werden ganze Zellkomplexe vollständig in gummiartige Substanzen umgewandelt.

Endlich gehört hierher wohl auch noch der sogen. Callus der Siebplatten; auf diesen werde ich im nächsten Kapitel bei der Besprechung der Siebporen zurückkommen.

Bei den Pteridophyten und Moosen findet nun zunächst ganz allgemein in den Archegonien eine Schleimbildung statt; der Schleim, der bei dem Oeffnen der Archgonien aus dem Archegonienhalse heraustritt und bei der Anlockung der Spermatozoen eine wichtige Rolle spielt (cf. PFEFFER VIII, 419), soll hier nach JANCZEWSKI (II, 419) durch Metamorphose aus der Membran der Halscanalzelle hervorgehen.

Ferner verdienen die Sporen der *Marsiliaceen* hier erwähnt zu werden, die im reifen Zustande mit einer dicken Schleimhülle bedeckt sind. Diese zeigt namentlich an den Makrosporen eine sehr zierliche Streifung und Schichtung und soll durch Auflagerung auf die primäre Membranschicht der Sporen entstehen.

Bei *Marsilia* findet ferner auch in den Früchten eine sehr reichliche Bildung von Schleim statt, durch dessen Quellung die feste Wandung derselben gesprengt wird und die einzelnen Sporangien aus denselben herausgedrängt werden. Der Schleim entsteht hier nach den Untersuchungen von HANSTEIN (V, 109) in gleicher Weise wie der Schleim der *Malvaceen*, dadurch, dass er der primären Cellulosemembran aufgelagert wird. Ein gleiches Verhalten zeigen nach den Untersuchungen von PRESCHER (I) auch die in zahlreichen *Marchantiaceen* vorkommenden Schleimorgane. Der in diesen enthaltene Schleim stimmt nach PRESCHER mit dem Schleim der Malvaceen auch insofern überein, als er schon bei seiner Entstehung das nämliche Verhalten wie im fertigen Zustande zeigt und wie diese durch Jod und Schwefelsäure nur gelb gefärbt wird.

Endlich sind Schleimbildungen der verschiedensten Art auch bei Algen und Pilzen sehr verbreitet; dieselben sind jedoch zum Theil zur Zeit noch sehr wenig erforscht. Ich verweise deshalb auch bezüglich der Pilze auf die Zusammenstellung von DE BARY (I, 10 und 110) und will nur eine etwas eingehendere Besprechung der von KLEBS (IV und V) näher untersuchten Schleimbildungen einiger Algen hier anreihen; es scheint mir dies um so mehr geboten, da dieselben nach diesen Untersuchungen in mannigfacher Beziehung ein ganz eigenartiges Verhalten zeigen.

Was nun zunächst die Gallertscheiden anlangt, die verschiedene Arten von *Zygnema*, *Spirogyra* und andere *Zygnemaceen* und auch eine Anzahl von *Desmidiaceen* als zusammenhängende Hülle überziehen, so hat KLEBS (IV) nachgewiesen, dass dieselben keineswegs durch Metamorphose der Cellulosemembran entstehen, sondern stets scharf gegen diese abgegrenzt sind und dass sie somit auch als ein besonderes Organ der Zelle zu betrachten sind. Sodann constatirte KLEBS, dass die Gallertscheiden stets zwei verschiedene Substanzen enthalten, von denen die eine mit heissem Wasser ausgezogen werden kann. Die in heissem Wasser lösliche Substanz ist ferner dadurch ausgezeichnet, dass sie durch gewisse Farbstoffe, wie Methylenblau, Methylviolett und Vesuvin ziemlich intensiv tingirt wird, während die in heissem Wasser unlösliche Substanz in den genannten Farbstoffen vollkommen farblos bleibt. Bei der Behandlung mit einem

der Farbstoffe treten nun in den Scheiden zarte Stäbchen auf, die in ihrem dem Zelllumen zugewandten Theile häufig zu einem feinen Netzwerk vereinigt erscheinen. Die nämliche Structur kann übrigens auch durch andere Mittel, wie namentlich durch Alkohol, sichtbar gemacht werden; sie beruht offenbar darauf, dass die beiden verschiedenen Substanzen in der Gallertscheide ungleichmässig vertheilt sind.

Ueber die chemische Zusammensetzung der beiden die Gallertscheide aufbauenden Substanzen lassen sich jedoch zur Zeit noch keine zuverlässigen Angaben machen. Zu der Cellulose scheinen sie jedoch jedenfalls in keiner sehr nahen Beziehung zu stehen, da sie mit Jod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod unter keinem Umstande die Cellulosereaction geben, eine Eigenschaft, die sie ja übrigens mit vielen der besprochenen Pflanzenschleime gemeinsam haben.

Die Gallertscheiden der Conjugaten sind nun ferner nach den Untersuchungen von Klebs dadurch ausgezeichnet, dass sie nach Einlagerung gewisser Niederschläge, wie z. B. Berliner Blau, diese in Gemeinschaft mit einem mehr oder weniger grossen Theile der in Wasser löslichen Substanz der Gallertscheiden unter starker Verquellung nach aussen abstossen. Dieser Process erfolgt jedoch nur, wenn die gebildeten Niederschläge feinkörnig sind oder die betreffende Scheide nach Einlagerung derselben ganz homogen erscheint. Die Abstossung unterbleibt ferner bei verschiedenen Thonerde-, Eisenoxyd- und Chromoxydverbindungen, während im Uebrigen die chemische Beschaffenheit der Niederschläge auf das Gelingen der Abstossung nicht von Einfluss zu sein scheint. Dieselbe ist ferner auch von der Lebensfähigkeit des Plasmakörpers direkt nicht abhängig und erfolgt unter Umständen auch am getödteten Individuum. Schliesslich hat Klebs noch die bemerkenswerthe Thatsache konstatirt, dass die Gallertscheiden in einer Lösung von Glycose und Pepton bedeutend an Dichtigkeit zunehmen durch Einlagerung einer in ihrer Zusammensetzung noch nicht ermittelten Substanz. Diese Verdichtung der Gallertscheiden erfolgt aber nur, wenn gleichzeitig lösliche Eiweissstoffe und eine Zuckerart in der umgebenden Flüssigkeit enthalten sind und ist wie die besprochene Abstossung unabhängig von der Lebensfähigkeit des Plasmakörpers. Ist es nun auch nicht gelungen, eine molekular-physiologische Erklärung für dies eigenartige Verhalten der Gallertscheiden zu geben und mag auch die biologische Bedeutung der beschriebenen Processe nicht allzu hoch anzuschlagen sein, so dürften sie doch insofern von Interesse sein, als sie zeigen, dass die Gallertscheiden eine komplicirte Organisation besitzen müssen, die die beschriebenen Erscheinungen veranlasst.

Im Wesentlichen übereinstimmend mit den Gallertscheiden der Conjugaten verhalten sich nun ferner auch die Gallertbildungen, die bei einer Anzahl sonst gallertfreier *Desmidiaceen* während der Bewegung derselben, bei der sie eine wichtige Rolle spielen (cf. Klebs, V), ausgeschieden werden und gewöhnlich nur an ganz bestimmten Partien der Zelle auftreten. Ausserdem giebt Klebs (IV) noch einige Mittheilungen über die Gallertbildungen einiger anderer Algen, die sich zum Theil ähnlich wie die soeben beschriebenen verhalten, zum Theil aber einfacheren Bau besitzen, vielleicht sogar zum Theil durch Metamorphose der Cellulosemembran entstehen.

6. Die Pilzcellulose.

Die Membranen der meisten Pilze unterscheiden sich dadurch von der reinen Cellulosemembran, dass sie mit Jod und Schwefelsäure, sowie mit Chlorzinkjod

sich nur gelb oder braun färben und in Kupferoxydammoniak unlöslich sind; ebenso zeigen sie auch gegen Alkalien und Säuren im allgemeinen eine hohe Resistenzfähigkeit. Da sie nun aber auf der andern Seite auch nicht die Reaction auf Verholzung oder Verkorkung geben, scheint es zur Zeit geboten, in ihnen eine besondere Modifikation der Cellulose anzunehmen, die man gewöhnlich als Pilzcellulose bezeichnet.

Ob nun die abweichenden Eigenschaften der Pilzcellulose durch Einlagerung fremdartiger Körper oder durch chemische Verschiedenheit hervorgebracht wird, ist zur Zeit nicht zu entscheiden. Jedenfalls muss aber auch im letzteren Falle die Pilzcellulose zu der echten Cellulose in gewisser Beziehung stehen, denn es wurde von K. Richter (II) der Nachweiss geliefert, dass die Membranen einer ganze Anzahl von Pilzen die Reactionen auf reine Cellulose geben, wenn sie vorher längere Zeit hindurch mit Kalilauge behandelt sind. In vielen Fällen ist hierzu allerdings eine wochenlange Einwirkung der Kalilauge nothwendig. Uebrigens verhalten sich in dieser Beziehung die Membranen verschiedener Pilze sehr verschiedenartig und es sind auch eine Anzahl von Pilzen bekannt, deren Membranen namentlich im jugendlichen Zustande direkt die Cellulosereaction geben (cf. de Bary I, 9).

7. Die Mittellamelle und die Innenhaut.

Bei sehr vielen dickwandigen Zellen beobachtet man zunächst auf der nach dem Zelleninneren hin gelegenen Seite der Membran eine zarte Lamelle, die sich durch abweichenden Brechungsindex von der übrigen Membransubstanz unterscheidet, man bezeichnet diese Lamelle gewöhnlich als tertiäre Membran, da jedoch ihre Entstehungsweise noch nicht sicher festgestellt ist, dürfte die von Wiesner herrührende Bezeichnung derselben als Innenhaut den Vorzug verdienen. Sodann findet man aber auch meist auf der Aussenseite der Zellen, mithin, wenn sie sich im Gewebeverband befinden, in der Mitte der zwei benachbarte Zellen trennenden Wandung, ebenfalls eine stärker lichtbrechende Lamelle, die häufig noch schärfer hervortritt als die Innenhaut. Man bezeichnet diese Lamelle gewöhnlich als die Mittellamelle oder als die primäre Membran; Wiesner hat für dieselbe den Ausdruck Aussenhaut vorgeschlagen.

In vielen Fällen, wo eine gleiche Differenzirung direkt nicht sichtbar ist, lässt sich das Vorhandensein derselben mit Hilfe mikrochemischer Reagentien demonstriren, und es kann nicht fraglich erscheinen, dass in allen Fällen auch chemische Differenzen zwischen den verschiedenen Schichten vorhanden sind.

Was nun zunächst die Innenhaut anlangt, so wurde namentlich von Wiesner (III, 53) gezeigt, dass dieselbe häufig gegen Chromsäure oder Schwefelsäure eine grössere Widerstandsfähigkeit besitzt und mit Hilfe dieser Reagentien isolirt werden kann. Am besten und ganz allgemein soll die Isolirung der Innenhaut aber mit Chlorwasser gelingen; sie erscheint dann als zusammenhängendes Häutchen, das alle Unebenheiten der Zellmembran überzieht und nicht nur die Tüpfelcanäle auskleidet, sondern auch über die Tüpfelschliesshäute sich ausbreitet. Die letzteren sollen sogar nach den Untersuchungen von Dippel (II, 173) in vielen Fällen nur aus den Innenhäutchen der beiden benachbarten Zellen bestehen, zuweilen aber noch Reste der Intercellularsubstanz in der Mitte enthalten.

Von Dippel (III) wurde neuerdings auch gezeigt, dass die Orientirung der optischen Elasticitätsachsen in den betreffenden Membranen für die Existenz eines zusammenhängenden Innenhäutchens spricht.

Ueber die chemische Constitution der Innenhaut fehlt es zur Zeit noch an umfassenden Untersuchungen; ich will in dieser Hinsicht nur erwähnen, dass dieselbe nach WIESNER (III, 53) reich an Eiweissstoffen sein soll.

Demgegenüber wird nun die Substanz der Mittellamelle häufig neben der verkorkten und der verholzten Membransubstanz als besondere Cellulosemodification unterschieden, und es werden dann namentlich die Unlöslichkeit in Schwefelsäure und Kupferoxydammoniak und die leichte Löslichkeit in dem SCHULZE'schen Macerationsgemische als charakteristische Reactionen derselben angeführt (cf. W. BEHRENS I, 294, und POULSEN II, 60).

Demgegenüber wurde von DIPPEL (II) festgestellt, dass die namentlich bei den meisten Holz- und Bastzellen häufig schon ohne jede weitere Präparation durch abweichende Lichtbrechung scharf hervortretende Mittellamelle keineswegs aus einer gleichartigen Masse besteht, sich vielmehr aus zwei verschiedenen Substanzen aufbaut, von denen die eine die innerste Schicht der Mittellamelle einnimmt also den aneinanderstossenden Zellen gemeinsam ist, während zu beiden Seiten derselben sich eine abweichende Substanz befindet.

Nach DIPPEL ist nun nur die innere Schicht der Mittellamelle, die er als Mittelplatte oder auch wohl als Intercellularsubstanz bezeichnet — eine Terminologie, der ich mich im Folgenden anschliessen werde — durch leichte Löslichkeit in der SCHULZE'schen Macerationsflüssigkeit und durch Unlöslichkeit in Schwefelsäure ausgezeichnet, während die beiden die Mittelplatte umgebenden Schichten sich im wesentlichen wie der übrige Theil der Zellmembran verhalten.

Man kann sich denn auch in der That durch Behandlung zarter Holzquerschnitte mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali relativ leicht davon überzeugen, dass bei langsamer Einwirkung des Reagens nur eine innere Partie der Mittellamelle aufgelöst wird; auch ist das bei der Behandlung mit conc. Schwefelsäure restirende Zellnetz viel zu zart, um der ganzen Mittellamelle entsprechen zu können.

Ausserdem ist nun aber nach DIPPEL (II und III) die Intercellularsubstanz noch dadurch ausgezeichnet, dass sie optisch isotrop ist, während die übrigen Bestandtheile der Zellmembran, wie wir in einem späteren Kapitel noch näher sehen werden, bei der Beobachtung im Polarisationsmikroskop stets deutliche Anisotropie erkennen lassen. Ferner konnte DIPPEL an der Intercellularsubstanz in keinem Falle mit Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure die normale Cellulosereactionen hervorrufen. Er schliesst hieraus, dass dieselbe überhaupt keine Cellulose enthält, vielleicht aus einer gummiartigen Masse besteht.

Uebrigens zeigt die Intercellularsubstanz in vielen Fällen sicher die Reactionen der verholzten Membranen, so konnte ich mich z. B. bei dem Holz von *Taxus* auf das bestimmteste davon überzeugen, dass auch die Mittelplatte im Sinne DIPPEL's sich mit Phloroglucin und Salzsäure intensiv roth färbt, sogar schneller und intensiver als die übrigen Theile der Wandung. Es würde sich diese Thatsache jedoch auch leicht der DIPPEL'schen Auffassung gemäss deuten lassen, da wir ja bereits pag. 623 gesehen, dass ganz unzweifelhaft aus Gummi bestehende Massen sich mit Phloroglucin und Salzsäure intensiv roth färben.

Fraglich könnte es nun aber erscheinen, ob eine Intercellularsubstanz mit ähnlicher Beschaffenheit in allen Gewebesystemen der höheren Pflanzen vorhanden ist. Nach DIPPEL soll allerdings das optische Verhalten für eine solche Annahme sprechen. Dahingegen sind gewisse chemische Differenzen sicher

vorhanden, denn eine in Schwefelsäure unlösliche Membran lässt sich in vielen Fällen jedenfalls nicht nachweisen; auch tritt die Rothfärbung der Intercellularsubstanz mit Phloroglucin und Salzsäure keineswegs in allen Fällen ein. Auf der andern Seite dürfte jedoch die leichte Löslichkeit in dem SCHULZE'schen Macerationsgemisch, die ja allein die Isolirung der Zellen mit Hilfe derselben ermöglicht, eine ganz allgemeine Eigenschaft der Intercellularsubstanz sein und ist auch bei unverholzten und dünnwandigen Zellen leicht zu konstatiren. Es scheint mir somit auch geboten, so lange keine umfassenderen Untersuchungen in dieser Hinsicht vorliegen, mit DIPPEL eine durch ihre leichte Löslichkeit in Salpetersäure und chlorsaurem Kali und durch ihr optisches Verhalten charakterisirte Intercellularsubstanz zu unterscheiden, die jedoch im Uebrigen auch gewisse Verschiedenheiten zeigen kann.

8. Die Auskleidungen der Intercellularen.

Die Auskleidungen der Intercellularen sind gerade in der neusten Zeit von verschiedenen Forschern eingehend untersucht worden, nachdem RUSSOW zuerst die Ansicht ausgesprochen hatte, dass dieselben plasmatischer Natur seien (cf. RUSSOW II, TERLETZKI I, BERTHOLD IV, 32, SCHENCK II, VON WISSELINGK I). Trotzdem ist es nach den vorliegenden Untersuchungen zur Zeit noch nicht möglich, ein irgendwie abschliessendes Urtheil über die Natur dieser Auskleidungen zu fällen. Nur soviel scheint mir namentlich durch SCHENCK und WISSELINGK festgestellt zu sein, dass die feinen Häutchen, die in den meisten Fällen die Intercellularen überziehen, nicht aus plasmatischer Substanz bestehen, sondern vielmehr von verkorkter oder verholzter Cellulose gebildet werden. Vielleicht stehen dieselben auch zu der Intercellularsubstanz in Beziehung, wie dies von SCHENCK angenommen wird, allerdings auf Grund von Beobachtungen, deren Richtigkeit neuerdings von BERTHOLD (IV) zum Theil bestritten wird.

In einigen Fällen ist es nun aber auch beobachtet, dass körnige Massen entweder in dünner Schicht die Intercellulargänge auskleiden oder dieselben ganz erfüllen; es stimmen dieselben auch in manchen Reactionen mit der Substanz des Plasmakörpers überein. Neuerdings ist es BARANETZKI (III, 187, Anm.) sogar gelungen, in der die Luftkanäle von *Myriophyllum spicatum* und *Ceratophyllum demersum* auskleidenden körnigen Masse Stärkekörner und Chloroplasten zu beobachten, sodass in diesen Fällen an der plasmatischen Natur dieser Auskleidungen nicht gezweifelt werden kann; dieselben sollen auch nach BARANETZKI durch feine Plasmafäden mit den angrenzenden Zellen in Verbindung stehen. Umfassendere Untersuchungen werden aber erst darüber zu entscheiden haben, ob derartige plasmatische Auskleidungen der Intercellularen eine allgemeinere Verbreitung besitzen.

Schliesslich mögen an dieser Stelle auch die centrifugalen Wandverdickungen Erwähnung finden, die von LUERSSEN (I, 641) in den Intercellularen verschiedener *Marattiaceen* entdeckt wurden. Dieselben haben bald knötchen-, bald stäbchenförmige Gestalt, bald sind sie auch langgestreckt und in complicirter Weise verzweigt und mit einander verschmolzen.

Wie neuerdings von SCHENCK (III) nachgewiesen wurde, werden diese Gebilde, ebenso wie die nicht verdickte Wandung des Intercellularraumes von einem feinen Häutchen überzogen, das in seinem chemischen Verhalten mit den gewöhnlichen Auskleidungen der Intercellularräume vollkommen übereinstimmt. Die von diesen Häuten umschlossene Masse der Verdickungen besteht jedoch

nach den Untersuchungen von SCHENCK höchst wahrscheinlich aus einer schleimartigen Substanz und ist wie die Intercellularsubstanz durch leichte Löslichkeit in dem SCHULZE'schen Macerationsgemisch und dadurch, dass es unter keinem Umstand sich mit Jod und Schwefelsäure blau färbt, ausgezeichnet.

Ob nun endlich die bei verschiedenen Selaginellen von HEGELMAIER (II, 522) an den die grossen Luftkanäle durchsetzenden Zellreihen aufgefundenen ringförmigen Verdickungen, die ebenfalls in die Intercellularräume hineinragen, eine ähnliche Constitution besitzen, muss noch durch weitere Untersuchungen festgestellt werden.

Kapitel 16.

Die Gestalt der Zellmembran.

Während die Wandung der jugendlichen Zellen im Allgemeinen überall gleiche Dicke und somit auch eine vollkommen glatte Oberfläche besitzt, zeigen die Zellmembranen in den völlig differenzirten Geweben in Folge ungleicher Verdickung der verschiedenen Membranpartien eine sehr verschiedenartige Gestaltung, die jedenfalls in den meisten Fällen mit der physiologischen Funktion der betreffenden Zellen in enger Beziehung steht.

Vom rein morphologischen Standpunkte kann man nun zunächst, je nachdem die partielle Verdickung der Zellwand in das Innere der Zelle hineinragt oder nach aussen gerichtet ist, zwischen centripetaler und centrifugaler Membranverdickung unterscheiden. Ferner können aber auch die verdickten Partien der Membran überwiegen, so dass bei starker Membranverdickung von den unverdickt gebliebenen Stellen aus je nach der Form derselben verschiedenartig gestaltete Kanäle nach dem Lumen der betreffenden Zellen hin verlaufen. Man spricht in solchen Fällen von Membrantüpfeln oder auch, wenn durch Resorption des unverdickten Theiles der Membran eine offene Communication zwischen den benachbarten Zellen hergestellt ist, von Membranporen; letzterer Ausdruck wird übrigens in der Literatur auch häufig auf solche Fälle ausgedehnt, wo keine offene Communication besteht.

Es leuchtet ein, dass zwischen centripetaler Wandverdickung und Tüpfelung keine scharfe Grenze gezogen werden kann, so kann man z. B. bei gewissen Membranen ebenso gut von netzförmiger Verdickung als von spaltenförmiger Tüpfelung reden. Solche Uebergänge können uns aber nicht abhalten, obige auf die Mehrzahl der Fälle sehr gut passende Unterscheidung beizubehalten.

Endlich kann nun die Oberfläche der Zellmembran auch dadurch unregelmässig werden, dass an einzelnen Stellen derselben ein stärkeres Flächenwachsthum eintritt und in Folge dessen sich Partien derselben in das Innere der Zellen hineinwölben oder nach aussen hin vorkrümmen. Die so entstehenden Membranfaltungen sind jedoch im Allgemeinen von centripetalen and centrifugalen Wandverdickungen nur durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zu unterscheiden und sie mögen deshalb auch, wenn ganz analog gestaltete Wandverdickungen vorkommen, im Anschluss an diese besprochen werden.

1. Die centrifugalen Wandverdickungen.

Centrifugale Verdickungen können natürlich nur an solchen Zellen auftreten, die nicht allseitig mit anderen Zellen in Berührung stehen. Doch sind auch an den an die Intercellularräume grenzenden Wänden, abgesehen von den bereits (pag. 628) besprochenen eigenartigen Gebilden in den Intercellularräumen der

Marattiaceen und von *Selaginella* spec., irgendwelche centrifugale Verdickungen nur noch an den Idioblasten von *Nuphar* und *Nymphaea* beobachtet, bei denen, wie bereits pag. 598 mitgetheilt wurde, durch die der Membran eingelagerten Krystalle von Calciumoxalat höckerartige Hervorragungen hervorgebracht werden.

Häufiger finden sich centrifugale Wandverdickungen an den Epidermiszellen und namentlich an den die verschiedenen Trichome bildenden Zellen. Dieselben sollen hier nach den Untersuchungen von Schenck (I), die allerdings noch in manchen Einzelheiten einer genaueren Nachuntersuchung bedürfen, in dreifach verschiedener Weise zu Stande kommen.

Im ersteren Falle bilden sich Ausbuchtungen der gesammten jugendlichen Zellwand, die dann bei der späteren Verdickung der Wandung mit Cellulose ausgefüllt werden (Haare von *Medicago arborea, Onobrychis montana* u. a.).

Im zweiten Falle zeigt die Cuticula allein ein stärkeres Wachsthum, und es entstehen so Faltungen oder knötchenförmige Vorsprünge derselben, die ebenfalls von Cellulose oder von verkorkter Membransubstanz erfüllt werden. Solche Cuticularfalten sind namentlich an Blumenblättern anzutreffen; ferner zeigt dieselben z. B. auch die Epidermis von *Helleborus foetidus,* diese ist auch desshalb von Interesse, weil bei ihr die Cuticularfalten nicht die geringste Beziehung zu den einzelnen Epidermiszellen erkennen lassen, sondern in den verschiedensten Richtungen verlaufen und sich auch über die Radialwände der Epidermiszellen fortsetzen.

Bei der letzten Bildungsweise der centrifugalen Verdickungen sollen endlich hökerartige Erhebungen dadurch herbeigeführt werden, dass zwischen Cuticula und der darunter liegenden Celluloseschicht winzige Tröpfchen eines seiner Zusammensetzung nach noch gänzlich unbekannten Secretes abgeschieden werden, die dann die Cuticula in gleicher Weise wie bei den Drüsenhaaren vorwölben. Die Entwicklung dieser Verdickungen wurde von Schenck z. B. an den Haaren von *Cornus sibirica* näher untersucht.

Sehr mannigfaltig sind nun aber den soeben besprochenen Fällen gegenüber die centrifugalen Verdickungen derjenigen Zellen, die wie die Pollenkörner der Phanerogamen und die Sporen der Kryptogamen sich vollkommen aus dem Gewebeverbande isoliren und von der Mutterpflanze loslösen. Diese haben bald die Gestalt von spitzen Stacheln oder warzenförmigen Höckern, bald bilden sie Leisten, die in der verschiedenartigsten Gruppirung über dieselben verlaufen und auch in der mannigfaltigsten Weise mit Warzen und Stacheln combinirt sein können.

Der feinere Bau und die Entstehung dieser Gebilde wurde neuerdings an den Pollenkörnern und den Sporen der Gefässkryptogamen und Moose namentlich von Strasburger (I, 86) und Leitgeb (IV) eingehender untersucht. Ueber die Membransculptur der Pilzsporen verdanken wir dagegen namentlich de Bary (I, 107) werthvolle Aufschlüsse.

Es ist nun in dieser Hinsicht zunächst hervorzuheben, dass bei den meisten Sporen und Pollenkörnern drei verschiedene Membranen zu unterscheiden sind, von denen die mittlere zuerst entstehende neuerdings meist als Exine (Exosporium) bezeichnet wird, während für die der Exine nach innen und aussen aufgelagerten Schichten die Ausdrücke Intine (Endosporium) und Perine (Perinium, Episporium) gebraucht werden. Von diesen drei Schichten ist nun vorwiegend die Perine bei der Bildung der centrifugalen Verdickungen betheiligt. Sie geht nach den vorliegenden Untersuchungen höchst wahrscheinlich in den

meisten Fällen aus dem ausserhalb der Exine befindlichen Plasma, dem Periplasma, hervor. Für eine Anzahl Lebermoose hat jedoch LEITGEB nachgewiesen, dass die Perine durch Metamorphose der innersten Membranschicht der Sporenmutterzelle entsteht. Für die meisten Fälle sind diese grösstentheils sehr complicirten Verhältnisse noch durch genauere Untersuchungen klarzulegen (cf. auch BERTHOLD, IV, 314).

2. Die centripetalen Wandverdickungen.

Da die centripetalen Wandverdickungen natürlich keineswegs auf die an die freie Oberfläche grenzenden Wände der Zellen beschränkt sind, kann es nicht auffallen, dass dieselben eine viel grössere Verbreitung als die centrifugalen Wandverdickungen besitzen und in den verschiedenartigsten Gewebesystemen anzutreffen sind.

Den einfachsten Fall von ungleicher Membranverdickung bieten nun die excentrisch verdickten Zellwände, bei denen von den am stärksten verdickten Theilen der Zellmembran ein ganz allmählicher Uebergang zu den am wenigsten verdickten Theilen stattfindet und das Maximum und Minimum der Membranverdickung einander diametral gegenüberstehen. Solche excentrisch verdickten Zellen, die im Querschnitt eine gewisse Aehnlichkeit mit den excentrisch gebauten Stärkekörnern haben, sind z. B. in sehr typischer Ausbildung im hygroskopischen Säulchen der Gramineengrannen anzutreffen. Aehnlich verhalten sich auch bei zahlreichen Gewächsen die Zellen der Epidermis, des Korkes und der Schutzscheiden, und zwar ist bei diesen eine ganz bestimmte Orientirung zu der Oberfläche desjenigen Organes, dem sie angehören, zu constatiren: Die Epidermiszellen sind vorwiegend nach der Aussenseite hin verdickt, die Schutzscheiden aber auch sehr häufig auf der dem Innern des Pflanzenkörpers zugekehrten Membran. Die letzteren zeigen überhaupt nebst ihren mechanischen Verstärkungen eine grosse Mannigfaltigkeit in der Verdickungsform, die sogar bei nahestehenden Gattungen sehr verschieden sein kann (cf. SCHWENDENER I, 26). Noch verschiedenartiger ist aber die Verdickungsweise bei den Zellen der Samenschalen (cf. PRINGSHEIM IV, LOHDE I, FICKEL I und MARLOTH I).

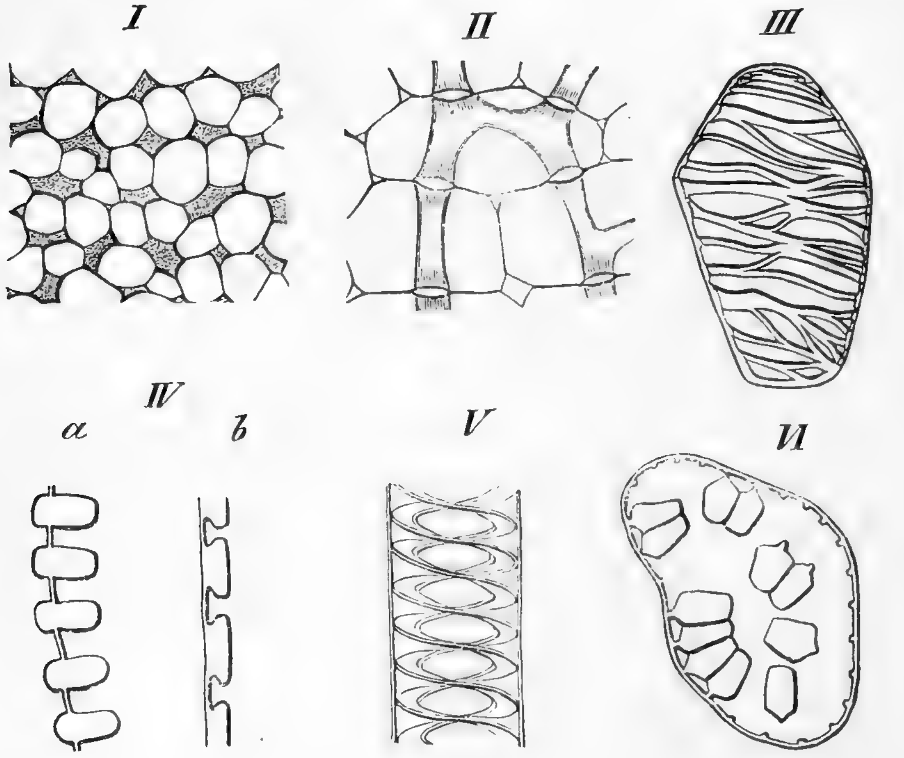
Ein nicht gerade seltener Fall ist nun ferner auch der, dass diejenigen Partien einer Membran, welche die Contactflächen zwischen zwei benachbarten Zellen bilden, ganz vorwiegend verdickt sind, während die an die Intercellularräume grenzenden Membranen unverdickt bleiben. Eine solche Membranverdickung findet sich z. B. an den Zellen des Assimilationsgewebes von *Lycopodium annotinum*. Hieran schliesst sich dann die Verdickung der typischen Collenchymzellen, die lediglich auf die Kanten, in denen mehrere Membranen zusammenstossen, beschränkt ist (cf. Fig. 26, I).

Die Verdickung der Collenchymzellen bildet sodann den Uebergang zu den leistenförmigen Verdickungen, die namentlich an den Elementen des trachealen Systemes sehr verbreitet sind und eine sehr verschiedenartige Configuration zeigen können. So bilden dieselben bald Ringe, die in mehr oder weniger grossen Abständen übereinander stehen, bald Schraubenbänder, die in Einzahl oder zu mehreren an den betreffenden Membranen auftreten können, bald auch ein feines Netzwerk.

Es treten nun diese verschiedenen Verdickungsformen meist in ein und demselben Organe neben einander auf und zwar besitzen die zuerst gebildeten Tracheen und Tracheïden meist ringförmige Verdickungen, die sodann entstehenden spiralige; erst nach Vollendung des Längenwachsthums des betreffenden Organes treten

auch netzförmige oder leistenförmige Verdickungen auf. Doch ist diese Regel keineswegs ohne Ausnahme, so sind namentlich spiralige Verdickungen auch häufig an den Tracheïden des secundären Holzes zu finden, so z. B. bei *Tilia* und *Taxus*.

Auch sind die leistenförmigen Verdickungen keineswegs auf das tracheale System beschränkt; vielmehr findet man namentlich netzförmige Verdickungen sehr häufig auch an den verschiedenartigsten parenchymatischen Zellen. So ist z. B. im Blatt von *Cycas circinalis* das gesammte parenchymatische Gewebe durch leistenförmige Verdickungen ausgezeichnet. Sehr verschiedenartige Verdickungen zeigen ferner auch die subepidermalen Zellen in den Wandungen der Antheren (cf. HOFMEISTER I, 169 und LECLERC DU SABLON I), die Zellen der Wurzelhülle der Orchideen (HABERLANDT III, 153, und JANCZEWSKI I) und die Zellen der primären Rinde vieler Coniferenwurzeln (DE BARY III, 125).



(B. 562.) Fig. 26.

I Querschnitt durch das subepidermale Collenchym des Blattstieles von *Acanthus* spec. (125). II *Cathleya Skinneri*. Querschnitt durch Wurzelrindenzellen mit leistenförmigen Verdickungen (105). III *Epidendron ciliare*, isolirte Zelle aus der Wurzelhülle (105). IV a u. b Profilansichten von spiralig verdickten Gefässwandungen von *Cucurbita Pepo*. (SEIBERT $\frac{1}{20}$, I). V *Mamillaria elongata*. Stück einer Tracheïde aus dem Holzkörper des Stengels (250). VI *Aërides odoratum*. Querschnitt durch eine Faserzelle (VI nach PFITZER).

So finden sich z. B., wie Fig. 26, II, die das Stück eines Querschnittes durch die Wurzelrinde von *Cathleya Skinneri* darstellt, zeigt, an diesen Zellen breite leistenförmige Verdickungen, die an benachbarten Zellen stets mit einander correspondiren und sich auf die Querwände fortsetzen. Ausserdem beobachtet man übrigens bei anderen Zellen derselben Wurzelrinde häufig auch noch feinere netzförmige Verdickungen, die sich aber an benachbarten Zellen nicht immer genau entsprechen. Fig. 29, III, stellt sodann eine isolirte Zelle aus der Wurzelhülle von *Epidendron ciliare* dar, die durch feine netzförmige Verdickung ausgezeichnet ist.

Die spiraligen Verdickungen bilden nach MOHL (III, 287) in der bei weitem grössten Mehrzahl der Fälle rechtsläufige Schraubenlinien[1]), doch kommen zuweilen auch linksläufige vor; es wurden von MOHL in einigen Fällen sogar an ein und demselben Gefässe Aenderungen in der Drehungsrichtung der Spiralen beobachtet. Häufiger sind jedoch Uebergänge zwischen spiraliger und ringförmiger

[1]) Nach der in der Botanik zumeist üblichen Terminologie von der Achse der Schraubenlinie aus gesehen, wie in Fig. 26, V.

Verdickung. Weitere Details über den Verlauf und Zusammenhang der leistenförmigen Verdickungen finden sich ferner bei HOFMEISTER (I, 168).

Was nun schliesslich die Querschnittsform der verschiedenen leistenförmigen Verdickungen anlangt, so lassen sich namentlich drei verschiedene Arten unterscheiden, die aber durch Uebergänge unter sich verbunden sind.

Bei der ersten findet ein ganz allmählicher Uebergang von den verdickten zu den unverdickten Partien statt, so dass also die Leisten in der Profilansicht ungefähr linsenförmig erscheinen. Diese Art der Verdickung findet sich namentlich an parenchymatischen Zellen (cf. Fig. 26, II).

Die Verdickungen der zweiten Art haben einen quadratischen oder rechteckigen Querschnitt und ragen auch im letzteren Falle meist nur wenig in das Lumen der betreffenden Zellen hinein (cf. Fig. 26, IV, a). Nur bei den ringförmig oder spiralig verdickten Tracheïden aus dem Holzkörper der mit dickem fleischigen Stamm versehenen *Cacteen* findet man den entgegengesetzten Fall, dass die breit bandförmigen Verdickungen mit der dünnen Kante der Membran aufsitzen und wie Fig. 26, V, die ein Stück einer solchen Tracheïde aus dem Stamm von *Mammilaria elongata* darstellt, zeigt, wendeltreppenartig in das Lumen der betreffenden Zelle hineinragen.

Endlich finden sich nun aber auch häufig solche Verdickungen, die nach dem Lumen der betreffenden Zellen zu bedeutend an Breite zunehmen und sich also über die unverdickte Membran hinüberwölben. Derartige Verdickungen sind ebenfalls an den Tracheen und Tracheïden sehr häufig anzutreffen und bilden den Uebergang zu den alsbald zu besprechenden Hoftüpfeln. Sie finden sich ferner auch, wie von PFITZER (III, 24) gezeigt wurde, in den eigenthümlichen Faserzellen der Blätter und Luftwurzeln von *Aërides odoratum*, wo die Verdickungen durch so feine Leisten mit der Membran verbunden sind, dass sie bei der Präparation äusserst leicht von derselben abgerissen werden und sogar nach PFITZER schon in der lebenden Pflanze in Folge irgend welcher Spannungen sich von der Membran loslösen sollen. Fig. 26, VI, stellt den Querschnitt durch eine solche Faserzelle dar, an dem die meisten Fasern durch den Schnitt losgerissen sind und sich zum Theil noch im Inneren der Zelle befinden.

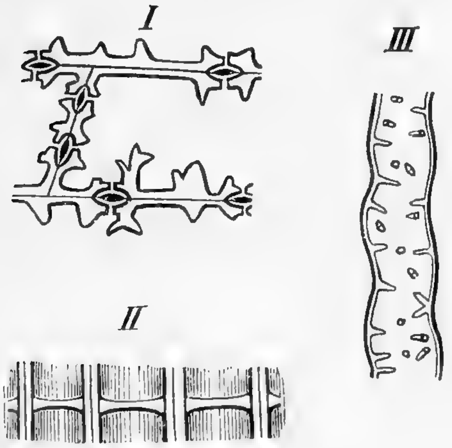
Als dritte Art der Membranverdickungen sind nun endlich diejenigen zu nennen, die sich balken- oder zapfenartig von der Membran abheben und frei in das Innere der Zelle hineinragen. Unter diesen sind zunächst die Zellstoffbalken zu erwähnen, die in den Riesenzellen der *Caulerpen* ein reichverzweigtes System bilden, das in Verbindung mit der stark verdickten Aussenwand diesen Zellen die nöthige Festigkeit verleiht. Aehnliche Zellstoffbalken sind übrigens auch im Embryosack einiger Dicotylen (*Pedicularis silvatica*, *Veronica triphyllos* u. a.) beobachtet (cf. HOFMEISTER I, 181).

Cellulosebalken, die ebenfalls eine mechanische Bedeutung besitzen, wurden ferner von LEITGEB (V, 128) in den an die Spaltöffnungsschliesszellen grenzenden Epidermiszellen im Perigon von *Galtonia* und einigen anderen Monocotylen beobachtet. Dieselben sind häufig zu Bündeln vereinigt und verlaufen stets von der Rückenseite der Schliesszellen aus frei durch das Lumen der betreffenden Zellen und sollen nach LEITGEB eine Zusammendrückung der Schliesszellen verhindern, wenn in den Epidermiszellen ein starker Ueberdruck entstanden ist.

In ähnlicher Weise functioniren vielleicht auch die von P. SCHULZ (I, 7) in den Tracheïden verschiedener *Pinus* spec. (namentlich *P. nigra*, *Pinea* und *Pumilio*)

aufgefundenen eigenartigen Verdickungen, die in diesen aber nur in den an die Markstrahlen grenzenden Theilen vorkommen und das Lumen derselben meist in tangentialer, selten in schiefer oder radialer Richtung durchsetzen sollen. An den Berührungsstellen mit der Membran sollen diese Balken zu flachen Scheiben verbreitert sein.

Radialverlaufende Querbalken wurden ferner von verschiedenen Autoren an einer Anzahl von Tracheïden beobachtet. So sollen dieselben zunächst nach SANIO (II, 117) in den Tracheïden von *Hippophaë rhamnoides* häufig vorkommen; ferner wurden dieselben von WINKLER (I, 585) im Holz von *Araucaria brasiliensis* und von KNY (I, 199) in den Tracheïden von *Pinus silvestris* angetroffen. Diese Querbalken zeigen, wie aus Fig. 27, II, die ein Stück eines Radialschnittes durch das Holz von *Pinus silvestris* darstellt, ersichtlich ist, häufig in benachbarten Zellen einen gleichen Verlauf und lassen sich nach KNY bei *Pinus silvestris* häufig in ein und derselben Radialreihe durch mehrere Jahrringe hindurch verfolgen.



(B. 563.) Fig. 27.
I *Pinus silvestris*, Stück einer Quertracheide mit zackenförmiger Verdickung (500). II Id. Balkenförmige Verdickungen in den Tracheïden, Radialschnitt (125). III *Fegatella conica*, Stück eines Wurzelhaares (250).

Von STOLL (I, 757) wurden ferner Cellulosebalken von gleicher Beschaffenheit in den grösseren Markzellen von *Hibiscus reginae* und einigen verwandten spec. beobachtet, wo sie sich ebenfalls häufig durch lange Zellreihen hindurch aneinander reihen, die aber meist der Längsachse des Stengels parallel laufen. Diese Balken schliessen zum Theil kleine Krystalldrusen ein und bilden somit den Uebergang zu den bereits pag. 597 besprochenen Celluloseumhüllungen der Calciumoxalatkrystalle, die sich nach STOLL in gleicher Ausbildung, wie bei *Kerria japonica*, in den kleineren Markzellen von *Hibiscus reginae* regelmässig vorfinden sollen.

Balken- oder zapfenförmige Verdickungen, die aber meist frei im Lumen der betreffenden Zellen endigen, finden sich ferner im sogen. Transfusionsgewebe einiger *Cupressineen*, wo dieselben bald ausschliesslich von den Hoftüpfeln, bald auch von beliebigen Stellen der Membran ausgehen und namentlich bei *Cupressus* oft ein reichverzweigtes Balkensystem bilden (cf. KLEMM I, 528); dasselbe Verhalten zeigen die bekannten Quertracheïden der Markstrahlen von *Pinus silvestris*, von denen in Fig. 27, I ein Stück abgebildet ist.

Ferner ist ein Theil der Wurzelhaare von *Marchantia*, *Fegatella* und einigen anderen Lebermoosen durch Verdickungen ausgezeichnet, die bald nur kurze Zacken, bald auch längere Balken bilden, die bis in die Mitte der betreffenden Zellen hineinragen und sich zuweilen auch verzweigen (cf. Fig. 27, III). Aehnliche Verdickungen hat KNY (II) auch bei den Wurzelhaaren von *Stratiotes aloides* aufgefunden; dieselben sind hier aber stets auf die Basis der Haare beschränkt und häufig korallenartig verzweigt.

Endlich sind zapfenförmige Verdickungen auch an den Quer- und Längswänden von *Sphaeroplea annulina* von HEINRICHER (I, 434) beobachtet worden, wo sie namentlich bei mangelhaftem Wachsthum in reichlicher Menge auftreten. Aehnliche Verdickungen beobachtete ich auch gelegentlich an einigen Exempla-

ren von *Cladophora*, die lange Zeit hindurch im Zimmer cultivirt waren. Ebenfalls mehr abnormen Charakter besitzen schliesslich auch die von VÖCHTING (II, 390) an den ganz oder zum Theil verkümmerten Spaltöffnungen von *Rhipsalis micrantha* beobachteten balkenförmigen Auswüchse.

3. Die Membrantüpfel.

Bevor ich auf die Form der verschiedenen Tüpfel näher eingehe, mag an dieser Stelle auf die allgemein verbreitete Eigenthümlichkeit derselben hingewiesen werden, dass sie an benachbarten Zellen stets mit einander correspondiren, so dass sie Canäle zwischen den einzelnen Zellen bilden, die nur in ihrer Mitte durch eine zarte Membran, die Tüpfelschliesshaut, unterbrochen sind. Offenbar wird somit durch die Tüpfel der diosmotische Stofftransport von Zelle zu Zelle in hohem Grade erleichtert, ohne dass gleichzeitig die Festigkeit der betreffenden Membranen in erheblicher Weise beeinträchtigt würde.

In scheinbarem Widerspruch mit dieser Auffassung von der Function der Tüpfel stehen jedoch offenbar diejenigen Fälle, wo dieselben sich auf den Aussenwänden der Epidermiszellen befinden. Wie nun aber von AMBRONN (I) gezeigt wurde, haben wir es bei diesen meist gar nicht mit echten Tüpfeln zu thun, vielmehr entstehen diese scheinbaren Tüpfel in den meisten Fällen durch Wellungen oder Faltungen der Membran, die zur Erhöhung der Festigkeit derselben beitragen. Nur in zwei Fällen finden sich nach AMBRONN (I, 107) echte Tüpfel auf den Aussenwänden der Epidermiszellen, nämlich an den Knollen einiger epiphytischer *Orchideen* und am Stengel und an den Blattscheiden von *Bambusa*. Die Orchideenknollen sind nun aber in ihrer Jugend stets von den dicht anliegenden Blättern eingehüllt, und es hat somit die von AMBRONN ausgesprochene Ansicht eine grosse Wahrscheinlichkeit für sich, dass zwischen den jungen Knollen und den Blättern ein Stoffaustausch stattfinden möchte und dass die Tüpfel dann also in gleicher Weise wie die im Innern des Pflanzenkörpers befindlichen functioniren möchten. Entsprechendes gilt auch für *Bambusa*.

Sodann verdient noch an dieser Stelle erwähnt zu werden, dass die Tüpfelkanäle in manchen Fällen auch gegen Intercellularräume hin gerichtet sind; so hat RUSSOW (IX, 137) zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass namentlich bei den Markstrahlzellen von *Larix*, *Quercus* u. a. die Tüpfelcanäle häufig nach den feinen das Holz in radialer Richtung durchsetzenden Intercellularen hin verlaufen, wie dies auch aus Fig. 28, die die Tangentialansicht einer Markstrahlzelle von *Qercus sessiliflora* darstellt, ersichtlich ist. In diesen Fällen dürften die Tüpfelkanäle unzweifelhaft zur Erleichterung des Gasaustausches der Markstrahlzellen mit den Intercellularräumen dienen.

(B. 564.)

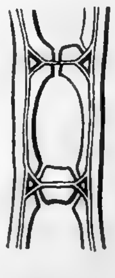


Fig. 28. Tangentialschnitt durch eine Markstrahlzelle von *Quercus sessiliflora* (500).

Dahingegen ist das eigenthümliche Verhalten der Bastzellen vieler *Cupressineen*, bei denen die Tüpfelkanäle der zum Theil sehr stark verdickten Membranen meist von den mit Intercellularsubstanz erfüllten Ecken, in denen mehrere Zellen zusammenstossen, ausgehen, zur Zeit vollkommen unerklärt, wenn man nicht mit STRASBURGER (I, 35) annehmen will, dass diese Tüpfelkanäle mit der bereits erwähnten Ablagerung von Calciumoxalatkrystallen in der Mittellamelle dieser Zellen in Beziehung stehen.

Je nach der Gestalt der Tüpfel lassen sich nun zunächst zwei verschiedene Arten derselben unterscheiden, die auch in ihrem Vorkommen meist auf ganz bestimmte Gewebesysteme beschränkt sind: die einfachen und die gehöften

Tüpfel. Bei den ersteren besitzt der Querschnitt des Tüpfelcanales im allgemeinen in allen Theilen dieselbe Grösse und Querschnittform, während bei den behöften Tüpfeln stets eine bedeutende Verengung des Tüpfelcanales nach dem Lumen der betreffenden Zellen zu stattfindet.

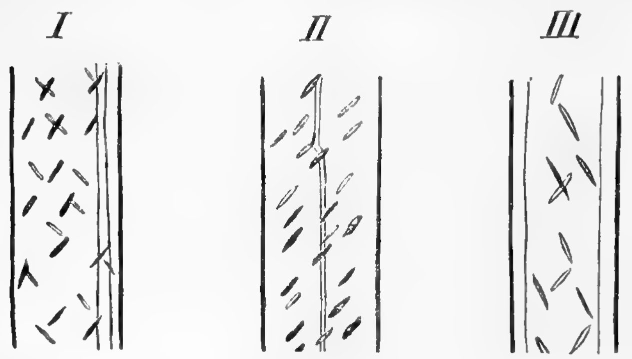
Unter den einfachen Tüpfeln kann man ferner nach der Querschnittsform des Tüpfelcanales zwischen rundlichen und spaltenförmigen Tüpfeln unterscheiden. Endlich ist noch eine Combination von einfachen und behöften Tüpfeln überall da anzutreffen, wo Zellen, von denen die einen durch einfache, die anderen durch behöfte Tüpfel ausgezeichnet sind, aneinander grenzen. Für derartige Tüpfel hat Russow (IX, 134) die Bezeichnung einseitige Hoftüpfel vorgeschlagen.

I. Was zunächst die einfachen rundlichen Tüpfel anlangt, so können dieselben entweder einen kreisrunden oder einen mehr ovalen Querschnitt besitzen. Im letzteren Falle steht die längere Achse der Querschnittsellipse meist transversal, selten longitudinal, niemals aber schief.

Die Längsachse des Tüpfelcanales zeigt im allgemeinen einen radiären Verlauf; bei den excentrisch verdickten Zellen steht sie meist senkrecht auf dem Verlauf der Schichten, doch kommen bei diesen auch Abweichungen nach dem Orte des stärksten Wachsthums hin vor (cf. Schwendener II, 431). Bei stark verdickten Zellen müssen sich nun offenbar die benachbarten Tüpfelkanäle einander immer mehr nähern, dieselben weichen aber dann auch häufig noch derartig von der radialen Richtung ab, dass sie schliesslich zu einem Tüpfelkanal verschmelzen; auf diese Weise entstehen die sogenannten verzweigten Tüpfelkanäle, die z. B. in den stark verdickten Zellen der Samenschale von *Cocos* angetroffen werden.

Durch rundliche Tüpfel sind nun namentlich die Reservestoffe speichernden Zellen, speciell. die Holzparenchym-, Mark- und Markstrahlzellen ausgezeichnet. Sie finden sich jedoch auch nicht selten an anderen parenchymatischen Zellen, scheinen dagegen den prosenchymatischen ganz zu fehlen.

II. Spaltenförmige Tüpfel finden sich namentlich an den mechanisch wirksamen Zellen. So besitzen die langgestreckten Collenchymzellen meist spaltenförmige Tüpfel, bei denen der Spalt der Longitudinalachse der Zellen parallel läuft. Bei den echten Bastzellen sowie bei den Libriformzellen verläuft dieselbe dagegen fast ansnahmslos in der Richtung einer linksschiefen Spirale, wie in Fig. 29, I, bei der die Tüpfel der zugekehrten Membran durch dunklere Färbung ausgezeichnet sind; eine nothwendige Folge hiervon ist, dass die Tüpfel benachbarter Zellen sich kreuzen. Ausnahmsweise findet man jedoch auch eine andere Orientirung der Tüpfel. So verlaufen dieselben z. B. bei den inneren dickwandigen Zellen des hygroskopischen Säulchens der Grannen von *Avena sterilis* und *Stipa pennata* derartig, dass sie mit einander verbunden, schiefe Ringe bilden würden (cf. Fig. 29, II); in den Fruchtschnäbeln von *Geranium striatum*



(B. 565.) Fig. 29.
I u. II *Avena sterilis*. Stück einer isolirten mechanischen Zelle, I aus dem äussern, II aus dem inneren Theile der Granne (250). III *Geranium sanguineum*, Stück einer mechanischen Zelle aus dem inneren Theile der Granne (250).

kommen ferner auch Zellen mit rechts schief gestellten Tüpfeln vor, von denen in Fig. 29, III, ein Stück abgebildet ist (cf. ZIMMERMANN I). Schliesslich wurden von NAEGELI (VII, 146) bei den Bastzellen sogar an ein und demselben Tüpfelkanale derartige Richtungsänderungen beobachtet, dass die Längsachse des spaltenförmigen Querschnittes derselben in den äusseren Wandschichten einer linksgewundenen, in den inneren aber einer rechtsgewundenen Schraubenlinie entsprach; dasselbe wurde von SANIO bei *Cassytha filiformis* beobachtet (cf. HOFMEISTER I, 173).

Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass in einigen Fällen auch abwechselnde Erweiterungen und Verengungen des Tüpfelkanals vorkommen, und zwar sollen dieselben eine derartige Beziehung zur Schichtung der betreffenden Membranen zeigen, dass stets in den weicheren Schichten eine Erweiterung des Tüpfelkanales stattfindet (cf. HOFMEISTER I, 177).

III. Die echten (zweiseitigen) Hoftüpfel sind in ihrer Verbreitung lediglich auf die Elemente des trachealen Systems, die Tracheen und Tracheïden beschränkt.

Bezüglich des Baues derselben wurde bereits hervorgehoben, dass bei ihnen nach dem Innern der Zellen zu stets eine bedeutende Verengung des Tüpfelkanales stattfindet; es muss somit, da sie an benachbarten Zellen genau mit einander correspondiren, ein linsenförmiger Raum, der Tüpfelhof, entstehen, der nach beiden Seiten hin durch einen engen Kanal mit dem Lumen der betreffenden Zellen in Verbindung steht und durch die unverdickt gebliebene Membran, die Tüpfelschliesshaut, durchsetzt wird (cf. Fig. 30).

Was nun zunächst die letztere anlangt, so bleibt dieselbe, wie von TH. HARTIG zuerst auf experimentellem Wege und von SANIO durch sorgfältige anatomische Untersuchungen festgestellt wurde, auch nach der vollständigen Ausbildung der Hoftüpfel stets erhalten. Von RUSSOW (IX, 60) wurde ferner constatirt, dass die Tüpfelschliesshaut im frischen Splintholz stets in der Mitte des Tüpfelhofes ausgespannt bleibt und sich nur im Kernholz nach einer Seite hin der Hofwandung anlegt; das gleiche findet jedoch auch statt, wenn vor oder während der Präparation in den betreffenden Zellen durch Verdunstung Druckdifferenzen entstanden sind.

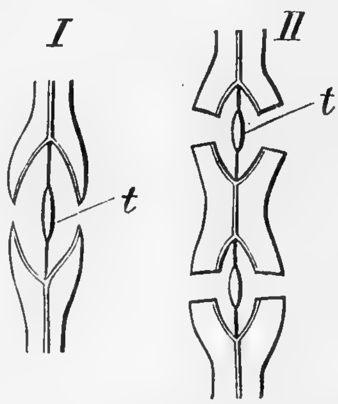


Fig. 30. (B. 566). Hoftüpfel von einem Tangentialschnitt von *Abies excelsa*. I Frühjahrsholz, II Herbstholz; t Torus; (SEIBERT $\frac{1}{20}$ III).

Die Schliesshaut zeigt nun ferner in allen Fällen in ihrer Mitte eine mehr oder weniger starke Verdickung (cf. Fig. 30, t), die neuerdings auf Vorschlag von RUSSOW meist als Torus bezeichnet wird, während für den dünnwandigen Rand der Schliesshaut von demselben Autor der Ausdruck Margo vorgeschlagen wurde. Der Torus soll nun nach RUSSOW (IX, 36) im Frühjahrsholz stets eine ebene Platte bilden, im Herbstholz dagegen eine linsenförmige Gestalt besitzen.

Der Rand der Schliesshaut soll nach den Untersuchungen von RUSSOW (IX, 66) bei vielen *Coniferen* und *Gnetaceen*, namentlich bei den *Cupressineen* und *Abietineen* eine deutlich ausgeprägte radialstreifige Structur besitzen, die an Flächenschichten des Hoftüpfels häufig scharf hervortritt und auf einer Differenzirung in Streifen verschiedener Dichtigkeit beruhen soll.

Ich will an dieser Stelle noch bemerken, dass es, an Alkoholmaterial wenigstens, mit Hilfe

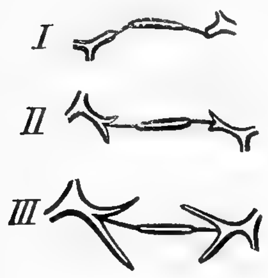
von Gentianaviolett leicht ist, auch an relativ dicken Schnitten die Tüpfelschliesshaut sichtbar zu machen; dieser Farbstoff wird nämlich aus wässriger Lösung ganz besonders stark von der Tüpfelschliesshaut aufgenommen und es erscheint diese schon ganz dunkel gefärbt, wenn die übrige Membran noch fast vollkommen farblos ist; nach der Tüpfelschliesshaut wird die Mittellamelle am intensivsten tingirt. Die Beobachtung geschieht am besten in Nelkenöl oder Cannadabalsam. In letzterem lassen sich die tingirten Präparate auch conserviren.

Die Flächenansicht des Tüpfelhofes ist meist mehr oder weniger genau kreisrund, häufig aber auch in der Querrichtung der Zelle in die Länge gestreckt; nicht selten erstrecken sich auch die Tüpfelhöfe über die ganze zwischen zwei Tracheïden liegende Wand und stehen in so geringen Abständen übereinander, dass man die betreffenden Wände auch wohl als leiterförmig verdickt bezeichnen kann.

Verschiedenartig gestaltet ist nun endlich auch der Ausmündungskanal des Tüpfelhofes. So ist zunächst zu bemerken, dass derselbe nur bei dickwandigen Zellen, also namentlich im Herbstholz (Fig. 30, II) einen wirklichen Kanal darstellt, während im Frühjahrsholz die Ausmündung des Tüpfelhofes meist durch den zugespitzten Rand der Hofwandung bedeckt wird, die häufig noch mehr oder weniger stark gegen das Innere des Tüpfelhofes zu gekrümmt erscheint (Fig. 30, I).

Sodann zeigt auch die Flächenansicht des Ausmündungskanales gewisse Verschiedenheiten und ist bald der Gestalt des Tüpfelhofes entsprechend kreisförmig oder oval, bald aber auch spaltenförmig. In letzterem Falle entspricht die Spalte im Allgemeinen einer linksschiefen Schraubenlinie; dies ist z. B. auch bei den Tracheïden von *Taxus* der Fall, die desswegen besonders interessant sind, weil bei ihnen die an denselben Zellen auftretenden spiraligen Verdickungen rechtsläufig sind. Zuweilen ist auch beobachtet, dass sich mehrere Holztüpfel derartig zusammenlegen, dass sie einen spaltenförmigen Ausmündungskanal gemeinsam haben.

Die Entstehung der gehöften Poren wurde bisher namentlich von Sanio (III), Strasburger (I) und Russow (IX) an den Tracheïden von *Pinus silvestris* eingehend untersucht. Dieselben gehen nach diesen Untersuchungen, die in einigen Einzelheiten noch von einander differiren, aus den schon an den Radialwänden der Cambiumzellen vorhandenen grossen ovalen Primordialtüpfeln hervor, und zwar wird bei diesen durch Resorption der Intercellularsubstanz oder Wasserentziehung die Schliesshaut immer mehr verdünnt, während in der Mitte derselben der verdickte Torus entsteht (cf. Fig. 31, I); erst nach der Ausbildung des letzteren erhebt sich dann als ringförmiger Wulst die Hofwandung, deren Wachsthum aus der nach Sanio copirten Fig. 31 unmittelbar ersichtlich ist.

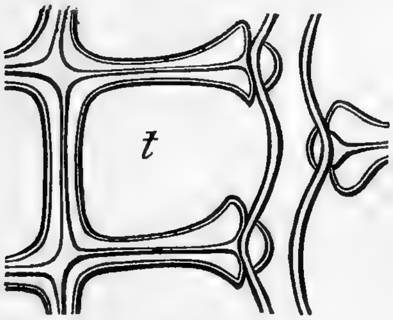


(B. 567.) Fig. 31. Querschnitte durch die in Entwicklung begriffenen Holztüpfel der Tracheïden von *Pinus silvestris*. Nach Sanio (650).

Was endlich die Funktion des Hoftüpfels anlangt, so kann wohl als sicher gestellt gelten, dass derselbe bei der Wasserbewegung im trachealen System eine wichtige Rolle spielt. Ebenso wenig wie es aber bisher gelungen, über die Mechanik des aufsteigenden Saftstromes in der Pflanze eine vollkommen einwurfsfreie Theorie aufzustellen, ebensowenig ist es zur Zeit möglich, über die Mechanik des Hoftüpfels eine experimentell begründete Ansicht auszusprechen (cf. Russow XI, 95, und Godlewski II, 615).

IV. Einseitige Hoftüpfel finden sich an allen denjenigen Wänden, die Elemente des trachealen und des reservestoffspeichernden Systems trennen, also namentlich zwischen Gefässen und Tracheïden einerseits und Holzparenchym- oder Markstrahlzellen andererseits.

In allen diesen Fällen wird stets nur auf der nach dem trachealen Elemente



(B. 568.) Fig. 32.

I *Pinus silvestris*, Stück eines Holzquerschnittes (550). t Tracheïde. Nach Russow.

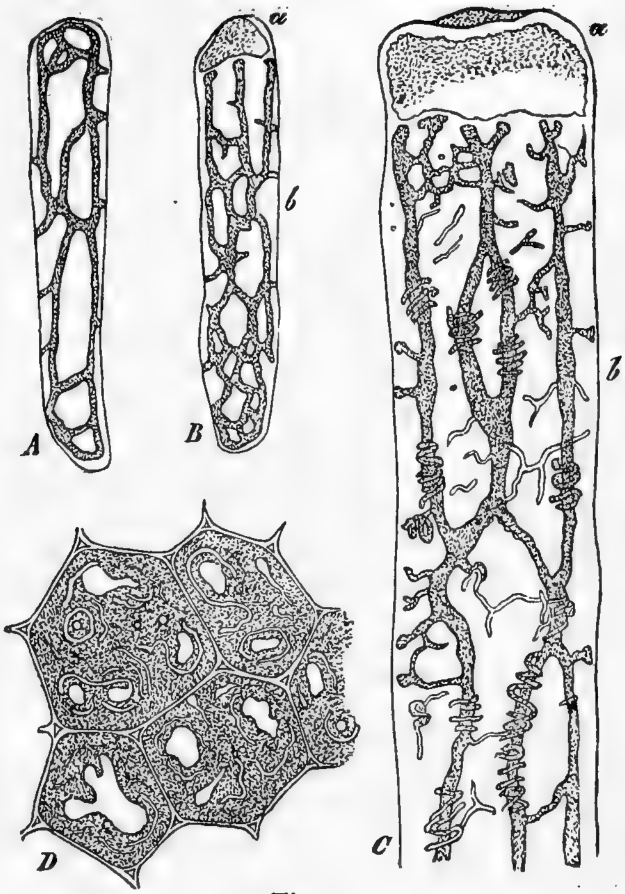


Fig. 33. (B. 569.)

Bertholletia excelsa, Samenschale. A u. B isolirte Zellen (75). C zarter Längsschnitt durch die Epidermis (a) und die subepidermalen Zellen (b) (220). D Querschnitt durch die subepidermalen Zellen (200). Nach Millardet aus Hofmeister's Pflanzenzelle.

hin gelegenen Seite ein Tüpfelhof ausgebildet, während auf der anderen Seite eine Verdickung der Membran entweder ganz unterbleibt oder wenigstens keine Vorwölbung über die dünne Schliesshaut des Tüpfelhofes stattfindet.

Die einseitigen Hoftüpfel sind ferner nach Russow (IX, 135) dadurch ausgezeichnet, dass die Tüpfelschliesshaut eine gleichmässige Dicke besitzt, eine Differenzirung in Torus und Margo an ihr somit unterbleibt (cf. Fig. 32). Ferner besitzt der Tüpfelhof bei ihnen meist einen viel weiteren Ausmündungskanal als bei den zweiseitigen Hoftüpfeln.

Schliesslich mögen an dieser Stelle noch die ganz eigenartigen Tüpfelbildungen Erwähnung finden, die von Millardet (I) an den subepidermalen Zellen der Samenschale von *Bertholletia excelsa* aufgefunden wurden. Bei diesen kann, wie aus Fig. 33 ersichtlich ist, von einem eigentlichen Lumen kaum die Rede sein, vielmehr befindet sich in den Zellen ein System von reich verzweigten Canälen, von denen wieder engere Canälchen ausgehen, die die ersteren häufig spiralig umkreisen. Leider wurden diese Zellen bisher noch nicht entwicklungsgeschichtlich untersucht (cf. auch Strasburger I, 28).

4. Die Membranporen.

Poren, die eine unmittelbare Verbindung zwischen zwei Zellen darstellen, deren Canal also nicht durch ein Schliesshäutchen unterbrochen ist, wurden zuerst an den Siebröhren aufgefunden, deren Plasmakörper durch diese Poren zu einem zusammenhängenden Systeme vereinigt werden. Erst in neuerer Zeit

wurde der Nachweis geliefert, dass auch in zahlreichen anderen Geweben die Zellwände durchgehende Poren besitzen und es ist sogar nach den zur Zeit vorliegenden Untersuchungen nicht unwahrscheinlich, dass die meisten lebenden Zellen einer Pflanze durch solche Perforationen mit einander in Verbindung stehen.

I. Bei den Siebröhren befinden sich nun die Poren namentlich auf den Querwänden und zwar sind diese, wenn sie genau transversal gestellt sind, stets in ihrer ganzen Ausdehnung siebartig durchbrochen, während bei den schiefgestellten Querwänden meist eine Anzahl von eng zusammenliegenden Poren auf scharf umgrenzten Membranpartien vereinigt ist, die man gewöhnlich als Siebplatten bezeichnet. Diese stehen auf der betreffenden Querwand meist in einer Reihe übereinander und sind durch stärker verdickte Membranpartien von einander getrennt. Ausserdem finden sich Siebporen aber auch häufig an denjenigen Längswänden, die zwei Siebröhren gegen einander abgrenzen. Sie sind bei diesen meist auch zu grösseren Complexen vereinigt, die man gewöhnlich als Siebfelder bezeichnet.

Die Siebporen gestatten nun übrigens nur so lange eine offene Communication, als die betreffenden Siebröhren noch functionsfähig sind, und es findet bei der späteren Obliteration derselben, die stets auch mit Aenderungen der Inhaltsbestandtheile verbunden ist (cf. Fischer IV), ein Verschluss der Siebporen statt. Derselbe wird bewirkt durch eine ziemlich stark lichtbrechende Masse, die in manchen Reactionen mit den oben besprochenen schleimartigen Modifikationen der Cellulose übereinstimmt und gewöhnlich als Callus bezeichnet wird, deren Zusammensetzung jedoch noch nicht sicher festgestellt werden konnte. Der Callus ist dadurch ausgezeichnet, dass er sich mit verdünnter Chlorzinkjodlösung, der etwas Jod und Jodkalium hinzugefügt ist, intensiv rothbraun färbt. Ferner kann man sich zum Nachweis desselben auch sehr gut des Corallins bedienen, das den Callus ebenso wie manche Pflanzenschleime schön hyacinthroth tingirt (Janczewsky I). Endlich sollen nach Russow (V, 63) bei der Tinction mit Anilinblau und nachherigem Auswaschen mit Glycerin nur der Callus und die Zellkerne blau gefärbt erscheinen.

Nach den Untersuchungen von Russow (V und VI) sind nun sowohl bei den Angiospermen und Gymnospermen, als auch bei den Pteridophyten derartige Callusmassen ganz allgemein an den Siebplatten und Siebfeldern anzutreffen; und zwar treten dieselben schon vor der vollkommenen Ausbildung der Siebporen auf und überziehen mit ganz dünner Schicht auch die activen noch functionirenden Siebporen; erst mit dem Alter der Siebröhren nimmt der Callus immer mehr zu, und es bilden sich zu beiden Seiten der Siebplatten dicke Calluspolster, die von den immer enger werdenden Poren durchsetzt werden, schliesslich aber überhaupt keine Perforation mehr erkennen lassen. Solche Calluspolster sind namentlich in den perennirenden Gewächsen zur Zeit der Winterruhe ausnahmslos anzutreffen, während im Frühjahr in diesen wieder eine partielle Auflösung des Callus stattfindet. Eine gänzliche Auflösung des Callus tritt an den obliterirten Siebröhren ein, aber stets erst dann, wenn auch die Inhaltsbestandtheile der Siebröhren verschwunden sind.

Ueber den Ursprung des Callus lassen sich noch keine sicheren Angaben machen, doch sprechen manche Beobachtungen dafür, dass derselbe durch Metamorphose des Siebröhreninhaltes, speciell des in diesem enthaltenen Schleimes, entsteht (cf. Fischer IV, 15). Die physiologische Bedeutung des Callus konnte bisher noch nicht festgestellt werden.

II. Gehen wir nun zu den an anderen Gewebesystemen beobachteten Membranperforationen über, so verdient zunächst hervorgehoben zu werden, dass dieselben in keinem Falle solche Dimensionen zeigen, wie bei manchen Siebröhren, vielmehr erscheinen die betreffenden Membranen meist nur von äusserst feinen Plasmafäden durchsetzt, die selbst in den günstigsten Fällen meist nur mit Hilfe unserer besten derzeitigen Objective und nach sehr sorgfältiger Präparation (cf. GARDINER I, 53, RUSSOW IV, 565, und STRASBURGER VII, 616) mit vollkommener Deutlichheit wahrgenommen werden können.

Die grösste Mächtigkeit scheinen die Poren noch bei den Endospermzellen zu erreichen, wo sie auch von TANGL (I und II) zuerst aufgefunden wurden und nach umfassenden Untersuchungen von GARDINER (I) eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung sind. Bei diesen sind nun diejenigen Membranen, die keine Tüpfel besitzen, in ihrer ganzen Ausdehnung von feinen Plasmafäden durchsetzt; dies ist z. B. der Fall bei den Endospermzellen der *Strychnos* spec. Nach L. M. MOORE (I, 596) sollen bei *Strychnos*, *Ignatia* die Plasmaverbindungen eine solche Mächtigkeit besitzen, dass sie bereits ohne weitere Präparation in Wasser sichtbar sein sollen. Bei den mit Tüpfeln versehenen Membranen sind die Perforationen dagegen meist auf die Schliesshäute derselben beschränkt und zwar verlaufen in diesen nur die in der Mitte derselben gelegenen Poren in gerader Richtung, während die am Rande befindlichen Poren sich meist mit der Mitte nach aussen krümmen. Die die Schliesshaut durchsetzenden Plasmafäden geben somit ein ähnliches Bild wie die achromatische Kernspindel; diese Aehnlichkeit wird noch dadurch erhöht, dass die Plasmafäden in ihrer Mitte häufig knötchenförmig verdickt erscheinen; es ist nun allerdings auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass diese Bilder zum Theil der mit der Präparation vorhandenen starken Quellung zuzuschreiben sind.

Aehnliche, aber relativ mächtige Perforationen hat sodann GOROSCHANKIN (I) bei den *Gymnospermen* zwischen den Corpusculis und den umgebenden Endospermzellen beobachtet.

Von RUSSOW (III und IV) wurde ferner nachgewiesen, dass auch zwischen den Zellen des Rindenparenchyms und der Rindenmarkstrahlen eine offene Communikation besteht, die durch Perforation der Schliesshäute der grossen rundlichen Tüpfel bewerkstelligt wird. Die diese durchsetzenden Plasmafäden zeigen im allgemeinen dieselbe spindelförmige Anordnung wie bei den Endospermzellen (cf. Fig. 34). Auf der andern Seite stehen nun nach FISCHER (IV, 33) die Siebröhren mit den Geleitzellen durch zarte Plasmafäden in Verbindung, während zwischen dem System der Siebröhren und den Rindenparenchymzellen nach den übereinstimmenden Untersuchungen von RUSSOW und FISCHER keine offene Communikation besteht.

(B. 570.)

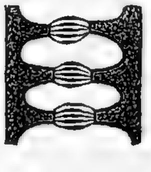


Fig. 34. Rhamnus frangula. Stück einer Längswand aus dem Rindenparenchym, mit Schwefelsäure und Anilinblau behandelt (SEIBERT, $\frac{1}{20}$ II).

Ausserdem hat GARDINER (I, 60) auch in den Parenchymzellen verschiedener reizbarer Organe Plasmaverbindungen nachgewiesen, die allerdings meist von sehr grosser Zartheit sind.

Nach den Untersuchungen von TERLETZKI (I) sollen ferner bei verschiedenen Farnen die Parenchymzellen unter sich in Verbindung stehen.

Unter den niederen Gewächsen sind neuerdings namentlich die *Florideen* und *Fucaceen* in dieser Hinsicht untersucht und zwar sollen bei den *Fucaceen* nach HICK (I) die Plasmaverbindungen eine viel grössere Mächtigkeit erreichen als bei

den Phanerogamen und es sollen bei diesen sowohl im Rindengewebe als in dem centralen Gewebe bald die Mitte der Querwände von einem dicken Plasmastrange durchsetzt sein, bald von einer grossen spaltförmigen Oeffnung, bald von einer Anzahl kleiner Oeffnungen siebartig durchbohrt sein. Aehnlich verhalten sich auch die Florideen, bei denen Plasmaverbindungen ebenfalls sehr häufig anzutreffen sind und eine sehr verschiedenartige Gestaltung zeigen (cf. SCHMITZ XI, 218 und L. M. MOORE I, 602).

An den Membranen der Pilze sind Perforationen bislang noch nicht mit Sicherheit konstatirt worden; doch scheint in dieser Hinsicht beachtenswerth, dass nach den Angaben von STRASBURGER (VII, 325) an den Querwänden der Basidiomyceten und Ascomyceten ganz allgemein Tüpfel vorkommen, die die Mitte der betreffenden Zellen einnehmen und von einer Masse überzogen sind, die mit dem Callus der Siebröhren übereinstimmen und meist knopfförmig in das Lumen der betreffenden Zellen hineinragen soll.

Die Entstehung der Membranperforationen wurde zuerst von RUSSOW (IV, 572) näher verfolgt. Da derselbe schon an den Primordialtüpfeln der Radiärwände der Cambiumzellen Perforationen der Schliesshäute sicher nachweisen konnte und ferner auch schon an den Zellen des Vegetationskegels einen Zusammenhang der Plasmakörper benachbarter Zellen beobachtete, nimmt er an, dass die porösen Membranen gleich bei ihrer Entstehung die betreffenden Perforationen besitzen; er weist ferner auch darauf hin, dass möglicherweise zwischen den Plasmaverbindungen und den aus der achromatischen Kernspindel hervorgegangenen Verbindungsfäden ein Zusammenhang bestehen möchte. Demgegenüber hat nun A. FISCHER (IV, 38) nachgewiesen, dass die Querwände der Siebröhren vor der Ausbildung der Siebporen vollkommen geschlossen sind und dass sich keine Spur von plasmatischen Verbindungsfäden in ihnen nachweisen lässt. Ebenso gelang auch die Beobachtung der feinen Plasmafäden zwischen den Siebröhren und den Geleitzellen erst nach der vollständigen Ausbildung der Ersteren. Es muss also in diesen Fällen die Membranperforation erst einer nachträglichen Resorption ihre Entstehung verdanken.

Was nun schliesslich die Function der Plasmaverbindungen anlangt, so ist es wohl nicht wahrscheinlich, dass dieselben ausser bei den Siebröhren, wo sie allein bedeutendere Dimensionen annehmen, einen ausgiebigen Stoffaustausch zu vermitteln im Stande sind. Ob sie nun aber zur Uebertragung von Reizen oder zur Fortleitung von Fermenten dienen oder als Träger der erblichen Eigenschaften anzusehen sind, wie dies von verschiedenen Autoren angenommen wird, oder noch eine andere Function besitzen, lässt sich zur Zeit nicht mit genügender Sicherheit entscheiden.

Kapitel 17.
Die feinere Structur der Zellmembran.

Da ich vorziehe die über die Molecularstructur der Zellmembran aufgestellten Hypothesen erst im folgenden Abschnitte zu besprechen, soll in diesem Kapitel die feinere Structur der Zellmembran nur, soweit sie unter dem Mikroskop direct sichtbar ist oder durch geeignete Reagentien sichtbar gemacht werden kann, ihre Behandlung finden, und zwar werde ich beginnen mit der Schichtung der Zellmembran, daran wird sich dann die Besprechung der Streifung derselben knüpfen und schliesslich werde ich noch auf die von WIESNER neuerdings ausge-

sprochenen Ansichten über den Aufbau der Zellmembran aus Plasma und Dermatosomen kurz eingehen.

1. Schichtung. Die meisten Zellmembranen zeigen, wenn sie eine etwas grössere Dicke erreicht haben, eine mit mehr oder weniger grosser Schärfe hervortretende Schichtung, die wie bei den Stärkekörnern darauf beruht, dass die betreffenden Membranen aus Schichten von abwechselnd stärkerer und schwächerer Lichtbrechung bestehen. Diese Schichten zeigen im Allgemeinen einen der Oberfläche der Zellen parallelen Verlauf und erscheinen in Folge dessen bei regelmässig gebauten Zellen auf dem Querschnitt derselben als concentrische Kreise, auf dem Längsschnitt aber bei genauer Einstellung auf die Profilansicht der Membran als schmale Streifen, die der Achse der betreffenden Zelle parallel laufen. Die excentrisch verdickten Zellmembranen verhalten sich dagegen ähnlich wie die excentrischen Stärkekörner und können sowohl bezüglich der Dicke als auch der Anzahl der Schichten in den verschiedenen Theilen grosse Verschiedenheiten zeigen.

Es wurde nun namentlich von Hofmeister (I, 189) der Nachweis geliefert, dass die Deutlichkeit der Schichtung in hohem Grade von dem Wassergehalt der betreffenden Membranen abhängig ist, dass die Schichtung, wenn dieselben in Alkohol gelegt werden oder austrocknen, entweder ganz verschwindet, oder wenigstens bedeutend undeutlicher wird. Es kann somit als sichergestellt gelten, dass die Schichtung ebenso wie bei den Stärkekörnern zum grössten Theil auf ungleicher Quellungsfähigkeit der verschiedenen Schichten beruht; hierfür spricht ferner auch die Thatsache, dass bei starker Quellung in Säuren und Alkalien in vielen Fällen die Deutlichkeit und Anzahl der Schichten ganz bedeutend zunimmt.

Auf der anderen Seite dürften jedoch in manchen Fällen auch andere Differenzen, vielleicht chemischer Natur, bei der Schichtung mitwirken, wenigstens konnte ich bei den schön geschichteten Steinzellen aus dem Mark von *Podocarpus latifolius* auch durch vollkommene Austrocknung die Schichtung nicht vollkommen zum Verschwinden bringen.

Auf die abweichenden Ansichten Strasburger's über das Wesen der Schichtung, die schon bei der Besprechung der Schichtung der Stärkekörner erwähnt wurden, verzichte ich an dieser Stelle noch einmal näher einzugehen. Erwähnen will ich nur, dass man sich z. B. an den Steinzellen von *Hoya carnosa* mit voller Sicherheit davon überzeugen kann, dass bei der starken Quellung in Schwefelsäure sowohl die dichteren als auch die weniger dichten Schichten an Dicke bedeutend zunehmen.

2. Streifung. Die Streifung der Zellmembran wird dadurch hervorgebracht, dass in ein und derselben Membranschicht heller und dunkler erscheinende Streifen mit einander abwechseln, die natürlich auf der Flächenansicht der betreffenden Membran am deutlichsten hervortreten.

Diese Streifen zeigen nun in den verschiedenen Zellen eine sehr verschiedenartige Orientirung. So verlaufen dieselben zunächst in manchen Fällen, namentlich bei einer Anzahl von Algen (*Cladophora fracta*, *Chaetomorpha crassa* u. a.), theils der Längsachse parallel, theils in transversaler Richtung. Bei den mechanischen Zellen zeigt die Streifung dagegen meist einen spiraligen Verlauf und bildet je nach der Pflanzenart sehr verschieden grosse Neigungswinkel mit der Längsachse. Endlich wurde von Naegeli (VII, 124) bei den Tracheïden de Herbstholzes von *Abies excelsa* auch zuweilen eine schiefe Ringstreifung beobachtet.

Für eine Anzahl von Bastzellen gab Naegeli an, dass in denselben längere Stücke mit spiraliger Streifung mit kürzeren ringförmig gestreiften Partien abwechseln sollten; es wurde je-

doch durch von HÖHNEL (V) der Nachweis geliefert, dass diese scheinbare Ringstreifung durch Knickungen oder Verschiebungen hervorgerufen wird, die durch die Druckkräfte der umliegenden Zellen bewirkt werden. Gewöhnlich tritt allerdings in Folge dieser Druckkräfte nur eine Wellung der Oberfläche an den angrenzenden Bastzellen auf, wie dies schon früher von WIESNER (IV) beobachtet wurde; bei den hier in Frage kommenden Zellen sollen diese Verschiebungen aber nach den Untersuchungen von HÖHNEL's meist auch feine Querspalten in den Membranen derselben hervorrufen, durch die das abweichende Verhalten der betreffenden Zellen gegenüber verschiedenen Reagentien und Farbstoffen erklärlich wird.

Besonders beachtenswerth ist es nun aber, dass sehr häufig sogar in ein und derselben Membran verschiedene Streifensysteme vorkommen; so findet man meist gleichzeitig longitudinale und transversale Streifung; ferner sind bei den spiralig gestreiften Membranen häufig zwei in entgegengesetzter Richtung und unter verschiedenem Neigungswinkel gegen die Längsachse verlaufende Streifensysteme vorhanden. Während nun aber NAEGELI annahm, dass auch in ein und derselben Schicht eine Kreuzung verschiedener Streifensysteme stattfinden sollte, kommt nach den neueren Untersuchungen von DIPPFL (II) STRASBURGER (I) u. a. eine solche Kreuzung innerhalb ein und derselben Schicht niemals vor, die in verschiedenen Richtungen verlaufenden Streifensysteme sollen vielmehr stets auch verschiedenen Membranschichten angehören. In der That konnte ich mich ebenfalls mit Hilfe des ausgezeichneten ZEISS'schen apochromatischen Systemes (Ap. 1,3, Brennw. 2,0) mit Sicherheit davon überzeugen, dass in den Bastzellen von *Vinca major* von den beiden Streifensystemen das eine, das eine linksschiefe Spirale bildet, den äusseren Schichten angehört, während das andre (rechtsschiefe) auf die inneren Schichten beschränkt ist.

Bezüglich der der Streifung zu Grunde liegenden Structur wurde nun von NAEGELI die Ansicht vertheidigt, dass die Streifung ebenso wie die Schichtung auf einer Differenzirung in Streifen ungleicher Quellungsfähigkeit beruhen möchte. Demgegenüber hat jedoch neuerdings DIPPEL (II) namentlich am Coniferenholz eine Reihe von Beobachtungen angestellt, aus denen hervorgeht, dass bei diesen die Streifung durch eine feine spiralige Verdickung hervorgebracht wird, indem die helleren Streifen den verdickten Stellen, die dunkleren den Zwischenräumen der Zellhülle entsprechen. DIPPEL schliesst dies namentlich daraus, dass durch Wasser entziehende Mittel wie auch durch Austrocknenlassen die Streifung nicht zum Verschwinden gebracht werden kann, vielmehr häufig an Deutlichkeit noch zunimmt, dass sie umgekehrt an feuchten Objecten auch dann verschwindet, wenn dieselben in Cassiaöl oder eine andre Flüssigkeit, die nahezu denselben Brechungsindex, wie die Cellulosemembran besitzt, eingebettet werden, während sich die auf ungleicher Quellungsfähigkeit beruhende Schichtung in beiden Fällen gerade entgegengesetzt verhält. Endlich sollen auch nach DIPPEL die dunklen Streifen bei der starken Quellung in Säuren oder Alkalien keine Zunahme in der Breite erleiden.

Ob nun aber die Streifung in vielen oder gar in allen Fällen auf gleichen Umständen beruht, muss erst noch durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

3. Was nun schliesslich die neuerdings von WIESNER (III) ausgesprochenen Ansichten über die feinere Structur der Zellmembran anlangt, so scheint mir namentlich beachtenswerth, dass nach WIESNER alle Zellmembranen mit Ausnahme der der Pilze, bei verschiedenartiger Behandlungsweise in kleine rundliche Körper zerfallen sollen, die mit Micrococcen die grösste Aehnlichkeit haben sollen und

von WIESNER als Dermatosomen bezeichnet werden. Der genannte Autor nimmt ferner an, dass diese Dermatosomen in allen Membranen zunächst durch feine Plasmafäden zusammengehalten werden sollen, ohne jedoch irgend welche Beweise für diese Annahme zu erbringen; vielmehr giebt er l. c. p. 35 selbst an, dass bei der Leinenfaser die zwischen den Dermatosomen befindliche gelatinöse Masse sich mit Chlorzinkjod lebhaft violett färbte, während diese selbst viel weniger deutlich gefärbt wurden. Weitere Untersuchungen werden auch erst darüber zu entscheiden haben, ob den Dermatosomen WIESNER's wirklich eine höhere Bedeutung beim Aufbau der Cellulosemembran zukommt oder ob ihre Isolirung nicht einfach dadurch hervorgebracht wird, dass sie als die dichtesten Partien der Membran den angewandten Reagentien am längsten Widerstand leisten. Immerhin scheint es mir aber sehr wahrscheinlich, dass eine umfassendere Anwendung der WIESNER'schen Untersuchungsmethoden auf die feinere Structur der Zellmembran einiges Licht zu werfen im Stande sein wird.

Kapitel 18.

Entstehung und Wachsthum der Zellmembran.

1. Membranbildung.

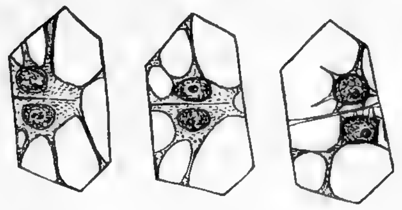
Wie bereits pag. 533 erwähnt wurde, entsteht die bei der Zelltheilung auftretende Scheidewand, wenn jene mit Kerntheilungen Hand in Hand geht, in der Aequatorialebene der karyokinetischen Kernfigur. Wir sahen auch bereits a. a. O., dass nach Vollendung der Karyokinese zwischen den beiden Tochterkernen noch fädige Differenzirungen bestehen, die man gewöhnlich als Verbindungsfäden bezeichnet und von denen man bis vor kurzem fast allgemein annahm, dass sie zum Theil durch die erhalten gebliebenen achromatischen Spindelfasern gebildet würden, ausserdem aber noch durch Differenzirung aus dem Cytoplasma vermehrt würden. Ich will jedoch bemerken, dass nach neueren Untersuchungen von BERTHOLD (IV, 207) zwischen den Verbindungsfäden und den Spindelfasern keine genetische Beziehung bestehen soll, die ersteren vielmehr stets erst nach Vollendung der Karyokinese aus dem Cytoplasma hervorgehen sollen.

Vor der Bildung der neuen Scheidewand treten nun in der Mitte der Verbindungsfäden stets knötchenartige Verdickungen auf, die die sogenannte Zellplatte bilden und genau an der Stelle sich befinden, an der später die Cellulosemembran entsteht. Die Elemente dieser Zellplatte, die in stofflicher Beziehung mit den sogenannten Mikrosomen übereinstimmen sollen und aus Eiweissstoffen zu bestehen scheinen, bleiben jedoch stets von einander getrennt, es scheint aber durch Verschmelzung des dieselben umgebenden Cytoplasmas zunächst eine zusammenhängende Plasmaplatte zu entstehen, aus der dann erst die Cellulosemembran hervorgeht. Letztere soll sich nach STRASBURGER (I, 174) auf Kosten der Kernplatte bilden; ob aber eine directe Umwandlung der Mikrosomen der Kernplatte in die sogenannten Dermatosomen der Zellmembran stattfindet, wie dies neuerdings von WIESNER (III) angenommen wird, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

Wenn nun die Verbindungsfäden sich am Aequator nach allen Seiten hin bis zur Berührung mit der Membran der Mutterzelle ausgebreitet haben, so kann die Bildung der neuen Zellmembran offenbar simultan, also in allen

Theilen gleichzeitig erfolgen, und es scheint dies in der That eine in den vegetativen Geweben der höheren Gewächse sehr verbreitete Art der Membranbildung zu sein.

In anderen Fällen wurde aber von Treub (III) beobachtet, dass die in Theilung begriffenen Kerne sich der einen Seite der Mutterzelle nähern und dass dann auch zunächst nur auf dieser Seite die Verbindungsfäden sich der Mutterzelle anlegen. Ganz dem entsprechend beginnt dann auch die Bildung der Zellmembran auf dieser Seite und schreitet erst allmählich nach der gegenüberliegenden Seite fort, nachdem zuvor auch die beiden Kerne und die Verbindungsfäden sich ebendahin hinüberbewegt haben. Es wurde diese succedane Art der Scheidewand von Treub in den peripherischen Zellen der Samenknospen von *Epipactis palustris* direct am lebenden Materiale beobachtet. Fig. 35, I—III, stellt eine verkleinerte Copie der Treub'schen Zeichnungen dar, und zwar soll zwischen dem Stadium I und II ein Zwischenraum von 43 Minuten, zwischen II und III ein solcher von 3 Stunden und 17 Minuten liegen.



(B. 571.) Fig. 35.
Zelle aus der peripherischen Schicht der Samenknospe von *Epipactis palustris* während der Theilung. Nach Treub (365).

In ähnlicher Weise spielt sich auch die Membranbildung bei den *Spirogyren* ab, doch breiten sich hier die Verbindungsfäden nach Vollendung der Kerntheilung nach allen Seiten hin bis zur Berührung mit der Seitenwand der Mutterzelle aus und erzeugen an dieser zunächst eine ringförmige Verdickung, die unter entsprechender Bewegung der Verbindungsfäden immer mehr nach innen fortschreitet und schliesslich zur vollständigen Trennung der beiden Tochterzellen führt.

Fanden nun in diesem Falle die Wanderungen der Verbindungsfäden bereits nach der vollständigen Vollendung der Kerntheilung und ganz unabhängig von dieser statt, so tritt bei der Bildung der Pollenkörner sicher häufig eine nachträgliche Neubildung ganzer Systeme von Verbindungsfäden im Cytoplasma ein. So beobachtete Guignard (VI), dass nach der ersten Kerntheilung der Pollenmutterzellen der *Orchideen* eine Membranbildung ganz unterbleibt, dass aber zwischen den nach abermaliger Zweitheilung gebildeten vier Kernen dann Verbindungsfäden im Cytoplasma auftreten, in deren Mitte schliesslich die Membran der Pollenzellen entsteht.

Eine noch grössere Unabhängigkeit von dem Zellkerne zeigen sodann nach den Untersuchungen von Strasburger (VI, 158) die bei der Sporenbildung von *Anthoceros* auftretenden Verbindungsfäden. Bei diesen soll nämlich der Kerntheilung eine wiederholte Zweitheilung des Chromatophors und eine entsprechende Sonderung des Plasmakörpers vorausgehen und sollen nach der Kerntheilung die Verbindungsfäden ganz unabhängig von der winzigen Kernspindel zwischen den vier thetraëdisch angeordneten Plasmapartien auftreten.

Die Membranbildung bei *Anthoceros* bildet den Uebergang zu denjenigen Fällen, wo Membranbildung und Kerntheilung überhaupt ganz unabhängig von einander verlaufen, wie bei der Theilung der mehrkernigen Zellen und der Membranbildung der Primordialzellen. Was zunächst die ersteren anlangt, so will will ich nur die Zelltheilung von *Cladophora* erwähnen, die ähnlich wie bei *Spirogyra* mit der Bildung einer ringförmigen Leiste beginnt, die dann durch centripetales Wachsthum zur Scheibe vervollständigt wird. In diesem Falle unterbleibt aber

die Bildung von Verbindungsfäden gänzlich und es geht der Membranbildung nur eine Einschnürung der Chromatophorenschicht und eine Ansammlung von farblosem Plasma und Zellsaft, an der Stelle, wo später die Scheidewand auftritt, voraus; ausserdem wurde von STRASBURGER (VI, 208) eine Strömung von plasmatischen Mikrosomen nach den Bildungsstätten der Membran hin beobachtet.

Ebenso lässt sich nun auch bei den sich mit einer Membran umhüllenden Primordialzellen, wie z. B. bei den zur Ruhe gekommenen Schwärmsporen keine morphologische Beziehung zwischen der Membranbildung und dem Zellkerne nachweisen. Immerhin lassen es aber die bereits pag. 522 erwähnten KLEBS'schen Beobachtungen nicht unwahrscheinlich erscheinen, dass auch in diesen Fällen dem Kern eine gewisse Bedeutung bei der Membranbildung zukommt.

2. Das Wachsthum der Zellmembran.

Ueber die Wachsthumsweise der Zellmembran ist es zur Zeit noch nicht möglich, ein entscheidendes Urtheil zu fällen und zwar begegnen wir hier, wie bei der Besprechung der Wachsthumsweise der Stärkekörner, namentlich zwei verschiedenen Theorien, der Intussusceptionstheorie und der Appositionstheorie, die beide auch in der letzten Zeit noch von verschiedenen Autoren vertheidigt und bekämpft wurden.

Was nun zunächst die erstere, die Intussusceptionstheorie, anlangt, so liegen theoretische Bedenken gegen dieselbe nicht vor, denn es ist ja *a priori* sehr wohl denkbar, dass sowohl das Dickenwachsthum als auch das Flächenwachsthum der Membran durch Einlagerung neuer Cellulosemolekeln oder durch das Wachsthum der bereits vorhandenen Membranmicellen bewirkt wird. Es kann dieser Process um so weniger auffallen, als ja auch weitgehende chemische Umlagerungen, wie z. B. die Verkorkung und Verschleimung der Zellmembran, sicher in vielen Fällen ohne unmittelbare Berührung mit dem Plasmakörper erfolgen.

Ebenso ist nun aber auf der anderen Seite das Dickenwachsthum der Zellmembran auch nach der Appositionstheorie vollkommen verständlich. Wenn man namentlich bedenkt, dass die in die Dicke wachsende Membran in den meisten Fällen jedenfalls einen hohen hydrostatischen Druck zu überwinden hat, dürfte die Appositionstheorie in dieser Hinsicht vielleicht *a priori* für wahrscheinlicher gehalten werden. Es bleibt jedoch zu berücksichtigen, dass ein Druck von 10—15 Atmosphären auf die meisten molecularen Processe, zu denen das Intussusceptionswachsthum im Sinne NAEGELI's unzweifelhaft gehört, meist keinen erheblichen Einfluss auszuüben vermag.

Anders verhält es sich nun aber mit dem Flächenwachsthum der Membran, dies kann offenbar, da wir es bei der Membran ja stets mit geschlossenen Figuren zu thun haben, durch einfaches Appositionswachsthum niemals bewirkt werden. Um nun aber auch dieses ohne die Annahme von Intussusceptionswachsthum erklären zu können, haben namentlich SCHMITZ (IV) und STRASBURGER (I) die Ansicht vertreten, dass das Flächenwachsthum der Membran lediglich eine Folge der durch den hydrostatischen Druck des Zellinhaltes auf dieselbe ausgeübten Dehnung sei, dass dasselbe also in gleicher Weise zu Stande komme, wie die Längenzunahme eines beliebigen Körpers, der über seine Elasticitätsgrenze hinaus gespannt ist. Das Flächenwachsthum würde somit einen sehr einfachen mechanischen Process darstellen, der von den übrigen Zellbestandtheilen ganz unabhängig sein und sich auch ohne Mitwirkung des Plasmakörpers in ganz gleicher Weise abspielen müsste. Dem letzteren wird von STRASBURGER nur in sofern eine Be-

deutung für das Flächenwachsthum eingeräumt, als er die Dehnbarkeit bestimmter Membranpartien erhöhen soll, die dann auch in Folge dessen ein stärkeres Wachsthum zeigen.

Es scheint mir nun aber schon aus rein mechanischen Gründen bedenklich, eine so hohe Dehnbarkeit der Zellmembran anzunehmen, wie sie die Identificirung von Flächenwachsthum und passiver Dehnung nothwendig macht. Die Membranen müssten doch sicher in vielen Fällen um das vielfache ihrer ursprünglichen Länge ausgedehnt werden, eine solche Dehnung ist aber selbst bei den weniger festen Membranen, wie z. B. bei denen der Collenchymzellen, unmöglich.

Dass auch durch eine andauernde Dehnung über die Elasticitätsgrenze hinaus eine solche Ausdehnung nicht bewirkt werden kann, geht aus Versuchen von AMBRONN (II, 54) hervor; bei diesen wurden Collenchymstreifen 2—3 Tage lang einer die Elasticitätsgrenze bedeutend überschreitenden Belastung ausgesetzt, und es zeigte sich, dass trotzdem die bleibende Verlängerung der betreffenden Streifen nicht grösser war, als nach einstündiger Belastung.

Es scheint mir somit erwiesen, dass das Flächenwachsthum der Membran durch einfache Dehnung nicht erklärt werden kann; es soll damit aber keineswegs die Bedeutung der Spannung für das Flächenwachsthum ganz in Abrede gestellt werden; vielmehr werden wir später noch sehen, dass die Grösse des Turgors jedenfalls einen wichtigen Factor bei dem Wachsthum der Zellen bildet.

Gehen wir nun zu den zu Gunsten einer jeden der beiden Theorien angeführten Beobachtungen über, so scheint es am zweckmässigsten ebenfalls das Dickenwachsthum und das Flächenwachsthum der Zellmembran gesondert zu besprechen.

I. Bezüglich des Dickenwachsthums der Zellmembran kann es nun zur Zeit als sehr wahrscheinlich gelten, dass jedenfalls in manchen Fällen eine Apposition neuer Lamellen auf die alte Zellmembran stattfindet. Es dürfte dies namentlich dann der Fall sein, wenn nach längeren Ruhepausen plötzlich wieder von Neuem ein Dickenwachsthum der Membran eintritt. Ein Beispiel hierfür bieten die Bastzellen von *Taxus baccata,* die zunächst stets dünnwandig sind, nach längerer Zeit aber zum Theil fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt werden. Bei diesen Zellen lassen die bereits vor dem Beginn der Verdickung der Innenseite der Membran aufgelagerten Krystalle von Calciumoxalat, die später von den Verdickungsschichten überzogen werden, keinen Zweifel darüber, dass die spätere Verdickung mit der Apposition einer neuen Lamelle beginnt; ausserdem zeigen übrigens die nachträglichen Verdickungsschichten nach STRASBURGER (VI, 34) auch ein abweichendes chemisches Verhalten.

Eine Apposition neuer Schichten findet ferner ebenfalls bei der nachträglichen Theilung der Epidermiszellen von *Viscum album* statt. Hier spricht der schon von MOHL (IV) geschilderte Schichtenverlauf für ein solches Wachsthum.

Sodann ist es nach Untersuchungen von SCHMITZ (IV, 8), die später von STRASBURGER (I, 189) bestätigt wurden, sehr wahrscheinlich, dass auch am Stammscheitel von *Bornetia secundiflora* mit dem Flächenwachsthum der Membran die Apposition neuer kappenförmiger Schichten Hand in Hand geht; immerhin kann aber der von STRASBURGER (I, Tf. IV, Fig. 55) abgebildete Schichtenverlauf nicht als zwingender Beweis gegen die Intusceptionstheorie gelten, da die Möglichkeit, dass derselbe durch innere Differenzirung entstanden sei, keineswegs ausgeschlossen erscheint.

Dahingegen scheinen mir die Beobachtungen, die BERTHOLD (IV, 275) an den Membranen von *Conferva amoena* und einigen *Florideen* gemacht hat, unzweifelhaft dafür zu sprechen, dass bei diesen bei der Zelltheilung die Apposition einer neuen Membranschicht stattfindet, ob aber das weitere Dickenwachsthum dieser Schicht durch Apposition oder Intussusception erfolgt, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

Besonders beachtenswerth für unsere Frage scheinen mir nun aber endlich die Beobachtungen, die neuerdings von KLEBS (IV, 371) bei einigen Fadenalgen gemacht wurden und ebenfalls für ein Appositionswachsthum bei diesen sprechen. KLEBS beobachtete nämlich, dass bei verschiedenen *Zygnema* spec. bei Cultur derselben in verschiedenen Eisenverbindungen und einigen anderen Salzen zwischen Plasmakörper und Membran dunkelgefärbte körnige Massen ausgeschieden werden, während die Zellen im Uebrigen normal weiter wachsen; es zeigte sich nun, dass diese Körnchen nach einiger Zeit ganz von Membransubstanz eingehüllt waren und sogar in einigen Fällen ganz nach aussen abgestossen wurden.

Demgegenüber fehlt es nun aber auch nicht an Beobachtungen, die wenigstens für manche Fälle ein Intussusceptions-Dickenwachsthum der Membran wahrscheinlich machen.

Vor Allen scheint mir in dieser Beziehung beachtenswerth, dass das pag. 626 erwähnte Innenhäutchen, das sich von der übrigen Membransubstanz durch chemisches und meist auch durch physikalisches Verhalten unterscheidet, in vielen Fällen schon bevor die betreffenden Membranen ihr Dickenwachsthum vollendet haben, an diesen deutlich nachweisbar ist. Die Richtigkeit dieser Beobachtung wird auch von STRASBURGER (I, 19) zugegeben, derselbe nimmt jedoch an, dass das Innenhäutchen, das er als Grenzhäutchen bezeichnet, in allen Fällen die jüngste Lamelle der wachsenden Membran darstellt und dass dasselbe erst, nachdem neue Schichten auf dessen Innenseite apponirt sind, andere chemische und physikalische Eigenschaften erhält. Diese Annahme scheint mir jedoch nur äusserst geringe Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, da sich, wie wir bereits pag. 626 sahen, das Innenhäutchen vielfach durch chemische Mittel als zusammenhängendes Häutchen isoliren lässt und namentlich auch der a. a. O. besprochene Verlauf der optischen Achsen an den Porenkanälen ganz mit dem Vorhandensein eines solchen Häutchens im Einklang steht.

Sodann hat neuerdings WILLE (II, 8) gezeigt, dass das Wachsthum der Membran der Pollenmutterzellen von *Paeonia officinalis* ohne Annahme von Intussusceptionswachsthum nicht erklärt werden kann, es findet hier nämlich eine ganz beträchtliche Dickenzunahme der äusseren weicheren Schichten statt, obwohl dieselben gleichzeitig auch noch in die Fläche wachsen.

Ferner weist WILLE darauf hin, dass die sogenannten Zwischenkörper an den Pollenkörnern von *Oenothera biennis* sowohl an Höhe als an Breite zunehmen, obwohl sie mit dem Plasmakörper nicht direct in Verbindung stehen. Dieser Fall scheint mir allerdings deshalb nicht völlig beweiskräftig, weil die Zwischenkörper gleichzeitig mit ihrer Grössenzunahme an Dichtigkeit immer mehr verlieren, so dass die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass das Wachsthum derselben nur ein scheinbares ist und die Volumzunahme lediglich durch erhöhte Wasseraufnahme bewirkt wird.

Als einen dritten Beweis gegen die Appositionstheorie führt WILLE sodann die weitere Beobachtung an, dass bei den Pollenkörnern von *Armeria vulgaris*

die centrifugalen Wandverdickungen, die hier aus Reihen dichtgestellter kurzer Stäbchen bestehen, bereits eine bedeutende Grösse erreicht haben sollen, bevor die Membran der Pollenmutterzellen aufgelöst ist, so dass also das Plasma der Tapetenzellen hier jedenfalls nicht an der Bildung der stäbchenförmigen Verdickungen betheiligt sein kann, wie STRASBURGER (I) für andere Fälle annimmt.

Es scheint mir jedoch in dieser Beziehung die neuerdings von BERTHOLD (IV, 322) beschriebene Bildung der Pollenkörner von *Althaea rosea* beachtenswerth; bei dieser soll nämlich während der Contraction des Plasmakörpers des Pollenkornes an der Membran der Specialmutterzellen ein feiner plasmatischer Wandbeleg zurückbleiben, der mit dem Plasma des Pollenkornes durch feine Plasmafäden in Verbindung steht. Nachdem nun das Pollenkorn sich mit einer Membran umgeben, sollen dann in diesen Plasmafäden die stachelförmigen Verdickungen der Pollenhaut entstehen. Es folgt hieraus nun natürlich noch nicht, dass sich *Armeria vulgaris* ebenso verhalten müsste, immerhin dürfte doch eine sorgfältige Nachuntersuchung in dieser Hinsicht erwünscht erscheinen.

Ausserdem hat nun neuerdings auch LEITGEB (IV, 74, Anm.) aus seinen Untersuchungen über die Entwickelung der Sporenhäute der Lebermoose geschlossen, dass hier in mehreren Fällen jedenfalls Intussusceptionswachsthum stattfinden muss. Ob ferner die centrifugalen Wandverdickungen mancher Algen- und Pilzsporen, die wie die Zygosporen der *Mucorineen* nicht im Innern einer Zelle entstehen und bei denen also die Mitwirkung des Periplasmas gänzlich ausgeschlossen ist, sich ohne die Annahme von Intussusceptionswachsthum werden erklären lassen, muss erst noch durch eingehendere speciell diese Frage ins Auge fassende Untersuchungen entschieden werden. Dasselbe gilt endlich von den zum Theil sehr complicirten Membranskulpturen der *Desmidiaceen*, deren Entstehung nach WILLE (II, 21) durch die Appositionstheorie nicht soll erklärt werden können.

Es kann somit wohl schon jetzt als sehr wahrscheinlich gelten, dass das Dickenwachsthum der Cellulosemembran theils durch Appositions-, theils durch Intussusceptionswachsthum bewirkt wird; es muss aber weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben über die Verbreitung dieser beiden Wachsthumsweisen ein Urtheil zu fällen.

Bevor ich nun zum Flächenwachsthum der Membran übergehe, will ich noch kurz auf die Vorgänge eingehen, welche sich während der Bildung der leistenförmigen Verdickungen im Cytoplasma abspielen sollen. In dieser Beziehung wurde zuerst von CRÜGER (III) beobachtet, dass in den Zellen der Luftwurzelhülle der *Orchideen* und in den in Gefässe sich verwandelnden Zellen während der Zeit, wo die Bildung der leistenförmigen Verdickungen begonnen hat, in dem der Wand anliegenden Cytoplasma eine Anordnung der Mikrosomen besteht, die den Verdickungsleisten vollkommen entspricht; das Cytoplasma sammt den Mikrosomen soll ferner um so mehr an Masse abnehmen, je mehr die Verdickung der Membran fortschreitet; endlich soll nach CRÜGER der cytoplasmatische Wandbelag während der partiellen Membranverdickungen Strömungen zeigen, die den leistenförmigen Verdickungen parallel laufen.

Ganz analoge Beobachtungen machte sodann DIPPEL (IV), und zwar lieferten ihm namentlich die in der Entwicklung begriffenen Spiralzellen der Kapselwand und die Elateren verschiedener Lebermoose günstiges Beobachtungsmaterial. SCHMITZ constatirte ferner ein ähnliches Verhalten auch bei den Zellen der Samenschale von *Torrenia Fournieri*.

Neuerdings wurde aber von STRASBURGER (I, 78) darauf aufmerksam gemacht, dass bei den in Entwicklung begriffenen Gefässwandungen die Mikrosomenstreifen nicht den Verdickungen, sondern den unverdickt bleibenden Wandpartien ent-

sprechen. Der genannte Autor konnte später dieselbe Vertheilung der Mikrosomen auch bei der Entwickelung der schraubenförmigen Verdickungen an den Elateren von *Trichia fallax* beobachten (cf. STRASBURGER XI, 308). Diese Untersuchungsergebnisse lassen natürlich eine sehr verschiedene Deutung zu, immerhin scheinen sie mir aber nicht dafür zu sprechen, dass eine directe Verwandlung der Mikrosomen in die Substanz der Zellmembran stattfindet.

II. Gehen wir nun zu dem Flächenwachsthum der Membran über, so muss zunächst hervorgehoben werden, dass in der That, wie wir im zweiten Abschnitte noch näher sehen werden, in den wachsenden Zellen durch osmotische Druckkräfte fast oder ganz ausnahmslos eine Dehnung der Membran bewirkt wird. Hieraus folgt nun aber natürlich noch nicht, dass das Wachsthum einfach als directe Folge dieser Dehnung anzusehen ist, vielmehr muss es mit Rücksicht auf die obigen Deductionen *a priori* viel wahrscheinlicher erscheinen, dass die Dehnung nur das Intussusceptionswachsthum der Zellmembran erleichtert, eine Anschauungsweise, die schon von NAEGELI ausgesprochen war, neuerdings aber namentlich von SACHS und H. de VRIES vertheidigt wurde.

Ein Zersprengen der äussersten Schichten durch Dehnung, das neuerdings von KLEBS (IV, 375) an einigen Algen beobachtet wurde, kann dieser Auffassung natürlich nicht widersprechen, da man ja nach der Intussusceptionstheorie zur Erklärung desselben bloss die Annahme zu machen braucht, dass diesen Schichten die Fähigkeit der weiteren Intussusception verloren gegangen ist.

Localisirtes Flächenwachsthum, wie es z. B. bei der Sprossung der Hefezellen und bei der Bildung der sternförmigen Zellen des Markes von *Juncus* spec. beobachtet wird, kann ferner nach beiden Theorien eine befriedigende Erklärung finden; nach der Appositionstheorie ist es ja nur nothwendig eine localisirte Erhöhung der Dehnbarkeit in den betreffenden Membranpartien anzunehmen.

Dahingegen wäre nun natürlich die Appositionstheorie aufzugeben, wenn es gelänge, nachzuweisen, dass ein Flächenwachsthum der Membran auch ohne Dehnung stattfinden kann.

In dieser Beziehung verdienen nun zunächst die Pollenschläuche Beachtung, wenn dieselben wenigstens, wie dies von STRASBURGER (IV, 194) angegeben wird, auch in solchen Fällen ein intensives Wachsthum an ihrem vorderen Ende zeigen, in denen die älteren Theile, speciell das Pollenkorn selbst bereits collabirt sind. Nach STRASBURGER soll nun trotzdem auch bei den Pollenkörnern das Flächenwachsthum ebenfalls einfach als Dehnung aufzufassen sein, die durch die treibende Kraft des vorwärtsströmenden Plasmas bewirkt wird. Es leuchtet nun aber ein, dass diese Kraft nur äusserst gering sein kann, denn von einem Widerhalt, den das Protoplasma nach STRASBURGER an den Seitenwänden des Pollenschlauches finden soll, kann doch, wenn wir dem Plasma einen flüssigen Aggregatzustand, wofür speciell in diesem Falle die lebhaften Bewegungserscheinungen sprechen, zuschreiben, nicht die Rede sein. Es scheint mir somit die STRASBURGER'sche Erklärung für das Wachsthum der Pollenschläuche nur dann mechanisch möglich, wenn man annimmt, dass die fortwachsende Spitze des Pollenschlauches eine ganz bedeutende Dehnbarkeit oder eine mehr halbflüssige Beschaffenheit besitzt. Ob nun diese Annahme berechtigt ist, muss erst durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

Sehr schwer mit der Appositionstheorie vereinbar scheinen mir sodann diejenigen Fälle zu sein, in denen eine Wellung der Membranen stattfindet, wie dies

bei manchen Epidermiszellen, namentlich denen der Blumenblätter zu beobachten ist. Da diese Wellung meist nach beiden Seiten hin symmetrisch ausgebildet ist, kann dieselbe offenbar weder durch eine erhöhte Dehnbarkeit bestimmter Partien der Radialwände, noch auch durch überwiegenden Turgor in einer der beiden aneinander grenzenden Zellen erklärt werden. Die einzige mechanisch mögliche Erklärung scheint mir die zu sein, dass die Tangentialwände der betreffenden Zellen in der Zeit, wo die Wellung stattfindet, in verschiedenen Partien eine ungleiche Festigkeit besitzen, derart, dass sie an den sich in die Nachbarzelle hineinwölbenden Partien der Dehnung einen geringeren Widerstand entgegensetzen. Da jedoch nicht die geringsten Beobachtungen für eine solche Annahme sprechen, dürfte die viel einfachere Erklärung, dass die Wellung der betreffenden Zellen durch ein actives Membranwachsthum hervorgebracht wird, unzweifelhaft den Vorzug verdienen.

Ganz unvereinbar mit der Annahme eines ausschliesslichen Flächenwachsthums der Zellmembran durch Dehnung sind nun aber natürlich Membranfaltungen, die in das Innere der Zellen hineinragen, da diese ja dem hydrostatischen Drucke der Zelle entgegen wachsen müssen. Auf solche Membranfaltungen hat man nun aber bisher fast allgemein den Cellulosering, durch dessen Sprengung bei *Oedogonium* das Längenwachsthum der Zellen hervorgebracht wird, ferner die auf den Querwänden vieler *Spirogyra* spec. befindlichen ringförmigen Erhebungen und die leistenförmigen und bandförmigen Verdickungen vieler Blumenblattepidermen zurückgeführt; den grössten Umfang erreichen diese Bildungen aber endlich in den sogenannten »Armpallisadenzellen« des Assimilationsgewebes, die von *Pinus silvestris* schon seit längerer Zeit bekannt sind, von Haberlandt (IV, 96) aber auch noch bei einer Anzahl von Angiospermen und Pteridophyten aufgefunden wurden.

In der That spricht nun auch die Beobachtung des fertigen Zustandes sehr für eine Entwicklung dieser Gebilde durch wirkliche Faltung der Membran, denn einerseits haben diese Erhebungen meist ganz dieselben chemischen und physikalischen Eigenschaften wie die übrige Membran, andererseits setzt sich auch häufig die Intercellularsubstanz oder auch ein Intercellularraum in dieselben fort.

Genauere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Membranfaltungen liegen nun aber zur Zeit nur von Strasburger (I, 196) vor. Nach diesen sind dieselben mit den leistenförmigen Verdickungen in eine Kategorie zu bringen und bilden bei ihrer Anlage stets homogene Leisten, die erst durch spätere Differenzirung in ihrem Innern an Dichtigkeit verlieren sollen. Mag nun dieser Erklärungsversuch für manche Fälle etwas sehr Gezwungenes haben, so scheinen mir Beobachtungen, die volle Beweiskraft gegen denselben besässen, zur Zeit nicht vorzuliegen; auf der anderen Seite lässt sich aber aus den bisher angestellten Untersuchungen noch viel weniger ein Beweis gegen die Intussusceptionstheorie entnehmen, und es muss umfassenderen Untersuchungen, die mir namentlich bei den Armpallisadenzellen einen Erfolg zu versprechen scheinen, vorbehalten bleiben, in dieser Beziehung eine sichere Entscheidung zu ermöglichen.

Mögen nun nach alledem zwar völlig beweiskräftige Beobachtungen gegen die Appositionstheorie zur Zeit nicht vorliegen, so scheint mir doch soviel sicher, dass das Flächenwachsthum der Zellmembran in sehr viel befriedigenderer Weise durch die Intussusceptionstheorie erklärt wird.

Kapitel 19.

Zellbildung und Zellwachsthum.

Nachdem wir im Obigen bereits die Entwicklung der einzelnen Zellbestandtheile eingehend geschildert haben, was mir der einfacheren Darstellung halber geboten erschien, bleibt uns in Bezug auf die Vermehrung und das Wachsthum der ganzen Zelle nur noch wenig zur Besprechung übrig.

I. Zellbildung.

Was nun zunächst die Frage nach der Entstehung der Zellen anlangt, so verdanken wir namentlich den Untersuchungen von Mohl, Schleiden und Naegeli die Constatirung der wichtigen Thatsache, dass in keinem Entwicklungsstadium der Pflanzen eine Neubildung von Zellen ohne Mitwirkung bereits vorhandener Zellen stattfindet, dass vielmehr alle Zellen einer höheren Pflanze aus einer befruchteten Eizelle durch Wachsthum und Theilung entstanden sind und dass diese wieder aus dem Plasmakörper einer Zelle der Mutterpflanze hervorgegangen ist. Ebenso ist auch bei den einfachst gebauten Pflanzen in keinem Falle eine Neubildung von Zellen beobachtet worden und wenn auch die Möglichkeit einer solchen Neubildung natürlich nicht in Abrede gestellt werden kann, so haben sich doch irgendwelche auf exakter Beobachtung beruhende Beweise für dieselbe bislang ebensowenig erbringen lassen, wie für eine Urzeugung niederer Organismen aus lebloser Materie.

Die Untersuchungen der letzten Decennien haben ja sogar zu dem Ergebniss geführt, dass auch verschiedene Zellbestandtheile eine gleiche Selbständigkeit wie die Zelle selbst besitzen. Wir sahen in Kap. 6 und Kap. 9, dass der Zellkern sich sicher, und die Chromatophoren höchst wahrscheinlich ausschliesslich durch Theilung vermehren.

Wenn nun eine Uebertragung dieser Körper auf die sämmtlichen Tochterzellen stattfinden soll, so muss offenbar mit der Zelltheilung stets auch eine Theilung des Kernes und der Chromatophoren Hand in Hand gehen. So sehen wir denn auch in der That, dass bei denjenigen Zellen, die nur ein einziges oder eine geringe und bestimmte Anzahl von Chromatophoren besitzen, der Zelltheilung stets eine Theilung der Chromatophoren vorausgeht; in keinem Falle lassen sich aber ausser dieser zeitlichen Aufeinanderfolge irgendwelche morphologischen Beziehungen zwischen diesen beiden Processen nachweisen.

Dahingegen haben wir bereits pag. 645 auf die zwischen der Kerntheilung und der Zelltheilung bestehenden Beziehungen hingewiesen und es mag an dieser Stelle nur noch einmal hervorgehoben werden, dass beide Processe zwar in den meisten Fällen in ganz bestimmter Weise ineinandergreifen, dass sie sich aber auch ganz unabhängig von einander abspielen können, wie dies namentlich bei den mehrkernigen Zellen der Fall ist.

Sehr verschiedenartig ist nun ferner auch das Verhalten der Cellulosemembran und des Plasmakörpers der Mutterzelle bei der Bildung der Tochterzellen, und man hat, gestützt auf diese Verschiedenheiten, verschiedene Arten von Zellbildung unterschieden, die jedoch auch jetzt noch von verschiedenen Autoren in sehr verschiedener Weise gegeneinander abgegrenzt werden (cf. Naegeli und Schwendener I, 552; Sachs V, 8; Strasburger VI, 353 u. a.).

Am zweckmässigsten scheint es mir jedoch in dieser Beziehung 4 ver-

schiedene Fälle zu unterscheiden: die Zellverjüngung, die freie Zellbildung, die Zelltheilung und die Zellverschmelzung.

Als Zellverjüngung oder auch wohl als Vollzellbildung sollen zunächst alle diejenigen Zellbildungsvorgänge bezeichnet werden, bei denen der gesammte Plasmakörper der Mutterzelle zur Bildung einer einzigen neuen Zelle verwandt wird, wo also nur die Cellulosemembran der ersteren nicht mit auf die Tochterzelle übergeht. Wenn man bedenkt, dass der Plasmakörper das eigentlich Lebende innerhalb der Zelle darstellt, so dürfte es berechtigt erscheinen, diesen Process eher als eine Zellmetamorphose wie als Zellbildung zu bezeichnen.

Zweifelhaft könnte es erscheinen, ob man auch diejenigen Fälle, in denen ausserhalb der neugebildeten Zelle noch Plasmareste als Periplasma zurückbleiben mit hierher rechnen soll. Da jedoch das Periplasma einer selbständigen Lebensfähigkeit jedenfalls ganz entbehrt und wohl functionell meist mehr als Excret aufzufassen ist, scheint mir dies immerhin am zweckmässigsten.

Die freie Zellbildung und die Zelltheilung haben sodann das gemeinsam, dass bei ihnen stets eine Vermehrung der Zellen eintritt, sie unterscheiden sich aber dadurch von einander, dass bei der ersteren die neugebildeten Tochterzellen mit der Mutterzelle von Anfang an nicht im Gewebeverbande stehen, während bei der Zelltheilung auch die Membran der Mutterzelle auf die Tochterzellen übergeht und die zwischen diesen auftretenden neuen Scheidewände mit jener zu einem einheitlichen Ganzen verschmelzen.

Die obige Definition der freien Zellbildung schliesst sich im Wesentlichen der von BERTHOLD (IV, 287) gegebenen an, während man bislang gewöhnlich als charakteristisch für dieselbe angesehen hat, dass nicht der gesammte Plasmakörper der Mutterzelle bei der Bildung der Tochterzellen Verwendung findet. Aus den bereits bei der Zellverjüngung mitgetheilten Gründen scheint mir obige Definition unzweifelhaft den Vorzug zu verdienen.

Als Zellverschmelzung oder Zellfusion werden endlich alle diejenigen Fälle zu bezeichnen sein, wo zwei oder mehr Zellen sich derartig mit einander vereinigen, dass dadurch wieder ein einheitliches Ganze, eine neue Zelle, entsteht.

1. Eine Zellverjüngung findet nun ausschliesslich bei der Bildung solcher Fortpflanzungszellen statt, die sich entweder von der Mutterpflanze loslösen oder doch nach dem Absterben derselben frei werden.

Bei den Phanerogamen kommen also in dieser Beziehung nur die Pollenkörner in Betracht; diese gehen aber auch in der That aus den sogen. Specialmutterzellen, die durch wiederholte Zweitheilung der Pollenmutterzellen entstanden sind, in der Weise hervor, dass sich der Plasmakörper derselben contrahirt und mit einer neuen Membran umgiebt, während die Membran der Specialmutterzellen später aufgelöst wird.

Dagegen ist nun die Zellverjüngung bei den niederen Gewächsen viel häufiger anzutreffen und zeigt hier auch eine bei weitem grössere Mannigfaltigkeit. Am einfachsten gestaltet sich der Vorgang noch bei der Bildung vieler Schwärmsporen, wie z. B. bei *Vaucheria*. Hier zieht sich ebenfalls unter Wasserausstossung der gesammte Plasmakörper der Mutterzelle zusammen und rundet sich zu einem kugeligen oder ellipsoidischen Körper ab; es unterbleibt in diesem Falle aber zunächst die Bildung einer Cellulosemembran, vielmehr tritt die Schwärmspore nach Ausbildung der Cilien als Primordialzelle aus der Membran der Mutterzelle heraus.

Ueber die bei diesem Vorgange stattfindenden Umlagerungen im Plasmakörper, die in den Einzelheiten meist noch der genaueren Untersuchung bedürfen, vergl. BERTHOLD IV, 288.

In anderen Fällen findet ferner, wie bereits bemerkt wurde, eine Ausscheidung von Periplasma bei der Zellverjüngung statt; als Beispiel dieser Art er-

wähne ich nur die Oogonbildung der *Peronosporeen*, bei denen das Periplasma zum Theil zur Bildung der Perine verwandt wird, zum Theil aber auch nach der Reife der Sporen als feinkörnige Masse in dem zwischen dem Oogon und der Membran der Oogonmutterzelle gelegenen Raume zurückbleibt. Die Bedeutung des Periplasmas im letzteren Falle ist noch nicht aufgeklärt (cf Bary I, 146).

Die complicirteste Art der Zellverjüngung findet aber bei der Bildung der Spermatozoiden der *Pteridophyten*, *Muscineen* und *Characeen* statt. Diese beginnt nach den Untersuchungen von Campbell (I) damit, dass das Cytoplasma der Spermatozoidmutterzelle in den Kern derselben eine Einstülpung treibt, die allmählich zur runden Blase anschwillt, während der Kern sich gleichzeitig in den schraubenförmigen Körper des Spermatozoids verwandelt, zuletzt sollen dann die Cilien und zwar ebenso wie das Bläschen aus der Masse des Cytoplasmas gebildet werden.

2. Freie Zellbildung ist bislang in den Geweben der Phanerogamen nicht nachgewiesen, denn die Zellbildungsvorgänge im Embryosack, die gewöhnlich als freie Zellbildungen bezeichnet werden, sind nach der oben gegebenen Definition dieses Begriffes nicht hierher zu rechnen, da sowohl die Eizelle sammt den Synergiden und Antipoden, als auch die Endospermzellen sich der Membran der Mutterzelle anlegen.

Unter den niederen Gewächsen findet sich nun aber typische freie Zellbildung z. B. bei der Sporenbildung in den Ascis der *Ascomyceten;* hier sammelt sich die Hauptmasse des Plasmas der Asci um die zuvor durch successive Zweitheilung vermehrten Zellkerne an, und nachdem sich dann die einzelnen Plasmapartien abgerundet haben, grenzen sie sich durch eine Cellulosemembran gegen das Periplasma hin ab.

Ein zweites Beispiel für freie Zellbildung bildet sodann die Bildung der Oosporen von *Sphaeroplea*, die bereits pag. 503 kurz geschildert wurde. In ähnlicher Weise spielt sich auch die Schwärmsporenbildung bei *Cladophora* ab, und es geht auch bei dieser der gesammte Plasmakörper der Mutterzelle in die Tochterzellen über und unterbleibt mithin die Bildung von Periplasma.

3. Die Zelltheilung ist keineswegs wie die beiden soeben besprochenen Zellbildungsvorgänge lediglich auf die Fortpflanzungsorgane beschränkt, sie bildet vielmehr bei den vegetativen Zellen die ausschliessliche Art der Zellvermehrung.

Je nach der Richtung der nach einander auftretenden Scheidewände und der späteren Verbindungsweise der successive entstandenen Zellen können nun durch die Zelltheilungen sehr verschiedene Arten von Zellkomplexen entstehen.

Zunächst kann die Gewebebildung ganz unterbleiben, indem die Tochterzellen sich nach vollendeter Theilung der Mutterzelle alsbald von einander trennen und abrunden, wie dies bei manchen niederen Algen und Pilzen der Fall ist.

Der nächst einfache Fall ist sodann der, dass die Theilungswände alle zu einander parallel verlaufen und senkrecht auf der Wachsthumsrichtung der Mutterzelle stehen, so entstehen Zellfäden, die entweder unverzweigt sind, wie z. B. bei *Spirogyra*, oder verzweigt wie bei *Cladophora*.

In dem folgenden Falle verlaufen die Scheidewände zwar nicht mehr parallel zu einander, stehen aber alle senkrecht auf ein und derselben Ebene, in der vorwiegend das Wachsthum des betreffenden Zellcomplexes stattfindet;

auf diese Weise entwickeln sich Zellflächen, die man z. B. bei verschiedenen *Coleochaete* spec. in typischer Weise ausgebildet findet.

Liegen endlich die Theilungwände in allen möglichen Ebenen, so entstehen Zellkörper, aus denen sich der Organismus aller höheren Gewächse aufbaut, und zwar findet bereits bei einer grossen Anzahl höher differenzirter *Algen* die Bildung echter Zellkörper statt, während dieselbe bei den *Pilzen* nicht angetroffen wird; vielmehr bestehen selbst die grossen Fruchtkörper der *Basidio-* und *Ascomyceten* aus verzweigten Zellfäden (Hyphen), die jedoch häufig derartig mit einander verwachsen sind, dass sie ganz den Eindruck eines echten Gewebes machen und in Folge dessen auch wohl als Pseudoparenchym bezeichnet werden.

Indem ich nun auf die Beziehungen zwischen der äusseren Form der Pflanzenorgane und der Richtung der in ihnen auftretenden Wände, sowie auf die mechanische Erklärung der hier zu Tage tretenden Gesetzmässigkeiten zurückkomme, will ich an dieser Stelle nur noch auf zwei eigenartige Theilungsvorgänge, die bei einigen niedrigen Gewächsen zu beobachten sind, kurz eingehen.

Der erste derselben, die Zelltheilung durch Sprossung, findet sich namentlich an den Hefezellen, deren vegetative Vermehrung ausschliesslich in der Weise geschieht, dass sich in den rundlichen Zellen zunächst durch localisirtes Flächenwachsthum einer im Verhältniss zur ganzen Zelle nur sehr kleinen Membranpartie eine kleine warzenförmige Erhebung bildet. Diese schwillt sodann immer mehr an, bleibt aber zunächst noch durch einen feinen Canal mit der Mutterzelle in Verbindung; erst nachdem die neue Zelle bereits eine beträchtliche Grösse erreicht hat, erfolgt die eigentliche Zelltheilung, dadurch, dass die Verbindung zwischen Mutter- und Tochterzelle durch eine Scheidewand aufgehoben wird.

In ganz gleicher Weise erfolgt ferner auch die Sporenbildung bei den *Basidiomyceten*, nur entsteht hier zunächst durch Ausstülpung der Basidienwandung ein längeres Stielchen (Sterigma), dessen Spitze dann erst zu der Spore anschwillt.

Noch eigenartiger verhält sich ferner die Zelltheilung bei den *Diatomeen*. Die Membran dieser Algen besteht bekanntlich aus zwei Theilen, von denen der eine wie der Deckel einer Pappschachtel über den anderen hinübergreift. Die Theilung erfolgt nun in diesem Falle in der Weise, dass die beiden Theile aus einander weichen und zu jedem ein neues Membranstück gebildet wird, das von dem Rande der älteren Membranhälfte überragt wird. Da diese Membranen nun später keine Streckung mehr erfahren, so leuchtet ein, dass in Folge dieser fortgesetzten Einschachtelung die neugebildeten Membranen immer geringere Grösse zeigen müssen. Dieser Verkleinerung wird jedoch dadurch eine Grenze gesetzt, dass bei der Auxosporenbildung wieder eine bedeutende Vergrösserung der Zellen eintritt. Ausserdem wurde von Otto Müller (II) gezeigt, dass die Zelltheilungsfolge bei den vegetativen Zellen eine derartige ist, dass die Verkleinerung der Individuen möglichst verlangsamt wird. Es beruht dies im Wesentlichen darauf, dass von den zwei durch Theilung entstandenen Tochterzellen sich immer die grössere schneller theilt als die kleinere.

Aehnliche Zelltheilungsvorgänge wie bei den *Diatomeen* wurden übrigens neuerdings von Berthold (IV, 275) an einigen *Conferva* spec. beobachtet.

4. Bei der Zellverschmelzung kann man zweckmässig zwei verschiedene Arten unterscheiden; bei der einen beschränkt sich die Vereinigung lediglich auf den Plasmakörper und den Zellsaft, bei der andern findet dagegen auch eine

Verschmelzung der Zellkerne statt. In letzterem Falle kann natürlich kein Zweifel darüber bestehen, dass wir es bei derselben mit einem wirklichen Zellbildungsvorgange zu thun haben. Ebenso wurde nun aber auch bereits pag. 500 angedeutet, dass es nicht unberechtigt ist, die durch Zellverschmelzung der ersteren Art entstehende Zellfusion ebenfalls als Zelle zu bezeichnen, und es soll dieselbe denn auch gleichfalls an dieser Stelle besprochen werden.

Eine Zellverschmelzung mit gleichzeitiger Vereinigung der Kerne findet nun, wie bereits pag. 539 mitgetheilt wurde, ausschliesslich bei dem eigentlichen Sexualacte der niederen Gewächse bis hinauf zu den *Pteridophyten* statt, mag derselbe nun auf einer Vereinigung gleicher oder ungleicher Fortpflanzungszellen beruhen.

Die Kernverschmelzung unterbleibt dagegen, wie dies neuerdings von FISCH (II) gezeigt wurde, bei der bei *Ustilagineen* häufig zu beobachtenden Copulation von Promycelzellen oder Sporidien, und man muss somit, wenn man in der Kernverschmelzung einen wesentlichen Factor des Sexualactes sehen will, wie dies neuerdings, wohl unstreitig mit Recht, meist geschieht, diese Copulationen für einen ungeschlechtlichen Vorgang halten.

Die Kernverschmelzung unterbleibt dagegen stets bei der Vereinigung rein vegetativer Zellen. Eine solche findet zunächst in sehr einfacher Form bei der Bildung der eigenartigen Spaltöffnungen der *Polytrichaceen* und *Fumariaceen* statt. Diese bestehen nämlich nach den Untersuchungen von HABERLANDT (V, 461) im jugendlichen Stadium zunächst wie die gewöhnlichen Spaltöffnungen aus zwei Schliesszellen, später verschmelzen diese aber durch Resorption der zu beiden Seiten der Spalte gelegenen Membranpartien zu einer Zelle, während die Kerne auch nach dieser Vereinigung ihre Lage zu beiden Seiten der Spalte beibehalten.

Ebenso verhalten sich nun ferner auch die gegliederten Milchröhren, die aber durch Verschmelzung einer ganz unbeschränkten Anzahl von Zellen entstehen können. Ferner sind dieselben dadurch interessant, dass sie auch nach der Zellverschmelzung noch ein bedeutendes Längenwachsthum erfahren können; so beobachtete SCHMIDT (I, 447), dass bei einem Laubblatte von *Chelidonium*, das erst den dreissigsten Theil seiner definitiven Länge erreicht hatte, die Resorption der Querwände zwischen den die gegliederte Milchröhre bildenden Zellen bereits begonnen hatte.

Ferner gehört hierher aber auch die der Bildung der Tracheen vorausgehende Zellverschmelzung; dieselbe wurde von MANGIN (I, 322) bei einigen Monocotylen näher verfolgt und vollzieht sich nach diesen Untersuchungen ungefähr zu der Zeit, wo die Membranverdickung der Längswände beginnt, und zwar geht der vollständigen Resorption der Querwände stets eine bedeutende Quellung derselben voraus. Ebenso soll nun übrigens nach Untersuchungen von KNY (III) bei der Bildung der Tracheïden verschiedener mit Dickenwachsthum versehener Monocotylen (*Yucca, Dracaena* u. a.) eine Zellverschmelzung stattfinden.

Endlich müssen wir nun aber auch die Plasmodienbildung der *Myxomyceten* als eine Zellverschmelzung auffassen, und es scheint mir keineswegs nothwendig, die Plasmodien als Zellcolonien zu bezeichnen, wie dies neuerdings von ZOPF (I, 31) geschehen ist, namentlich mit Rücksicht darauf, dass dieselben einer sehr weitgehenden Theilung fähig sind, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüssen; mit demselben Rechte müsste man ja dann auch für eine *Vaucheria*-Zelle, die die gleiche Eigenschaft besitzt, dieselbe Bezeichnung anwenden.

2. Zellwachsthum.

Da, wie wir im Anfang dieses Kapitels gesehen haben, sämmtliche Vermehrung der Zellen auf Theilung bereits vorhandener Zellen beruht, muss, wenn keine fortwährende Verkleinerung derselben stattfinden soll, offenbar ein entsprechendes Wachsthum mit der Vermehrung Hand in Hand gehen. So sehen wir denn auch z. B. bei einem Zellfaden von *Spirogyra*, der bekanntlich aus lauter physiologisch und morphologisch gleichartigen Zellen besteht, Zellwachsthum und Zelltheilung in der Weise parallel gehen, dass eine neue Theilung erst dann erfolgt, wenn die aus der letzten Theilung hervorgegangenen Zellen ungefähr wieder die Grösse der Mutterzelle erlangt haben.

Eine so einfache Beziehung zwischen Zellwachsthum und Zellvermehrung findet jedoch nur in den seltensten Fällen statt, und es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass diese beiden Processe, die die Grösse der Zellen bedingen, ganz unabhängig von einander verlaufen können.

So haben wir in den einzelligen Pflanzen, wie *Mucor* oder *Caulerpa*, ein sehr ausgiebiges Wachsthum ohne jede Zelltheilung, bei *Stypocaulon* und anderen *Sphacelariaceen* findet ferner nach Geyler (I) ein Wachsthum fast ausschliesslich an der Spitze der Zweige statt, während die Zelltheilung erst in einiger Entfernung vom Scheitel beginnt und da am intensivsten ist, wo gar kein Wachsthum mehr erfolgt. Im Gegensatz hierzu findet bei den höheren Gewächsen die Zelltheilung meist gerade vorwiegend am Stammscheitel statt, während das Wachsthum der Zellen in einiger Entfernung vom Scheitel, in dem in der »Zellstreckung« begriffenen Theile, am intensivsten ist. Endlich haben wir in der Bildung der Schwärmsporen von *Cladophora* und *Saprolegnia* Beispiele intensiver Zelltheilung ohne jedes Wachsthum der Mutterzelle.

Bei den höheren Gewächsen können nun offenbar Grössenunterschiede zwischen den verschiedenen Zellen, die aus einem aus lauter gleichartigen Zellen bestehenden Meristeme hervorgegangen sind, nur dadurch hervorgebracht werden, dass die durch bedeutendere Grösse ausgezeichneten Zellen entweder eine geringere Anzahl von Theilungen oder ein intensiveres Wachsthum erfahren. Während man nun früher fast allgemein annahm, dass namentlich der erstere Factor bei der Gewebedifferenzirung der höheren Gewächse eine wichtige Rolle spielte, hat Krabbe (I) neuerdings gezeigt, dass Wachsthumsverschiedenheiten der verschiedenen Zellen eine viel allgemeinere Verbreitung besitzen und in ganz hervorragender Weise die Gewebebildung beeinflussen.

Offenbar ist nun aber ein intensiveres Wachsthum einer beliebigen im festen Gewebeverbande befindlichen Zelle, wenn keine Compression oder Resorption der umliegenden Zellen stattfindet, ohne Verschiebungen zwischen den verschiedenen Zellen nicht möglich. So hat denn auch Krabbe durch eine umfassende Untersuchung den Nachweis zu liefern gesucht, dass sogen. gleitendes Wachsthum, bei dem also die Membranen benachbarter Zellen sich auf einander verschieben, auf einander »gleiten«, eine in den Geweben der höheren Gewächse ganz allgemein verbreitete Erscheinung ist. Es scheint mir nun eine eingehende Besprechung dieser Untersuchungen um so mehr geboten, da sie auch für unsere Anschauungen von der Selbständigkeit der Zelle im pflanzlichen Organismus und den Zusammenhang derselben untereinander eine grosse Bedeutung besitzen; ich will es zunächst versuchen im Wesentlichen im Anschluss an die Krabbe'schen Deductionen, an einem möglichst einfachen Beispiele die hierbei in Frage kommenden Punkte klarzulegen. Ich wähle hierzu die Gefässbildung der Dicotylen und

beschränke mich auf die Frage, wie die ganz beträchtliche Zunahme des tangentialen Durchmessers derselben, der den Durchmesser der Cambiumzellen oft um das mehrfache desselben übertrifft, zu erklären ist.

Die Untersuchung des jungen Splintes, in dem die Ausbildung der Gefässe beginnt und die im Cambiumring vorhandene radiale Anordnung der aus einer Cambiumzelle hervorgegangenen Tochterzellen die ersten Störungen erfährt, ergiebt nun Bilder, die im Wesentlichen nach dem in der beistehenden Figur 36, B dargestellten Schema gestaltet sind, in dem I eine Zelle darstellt, die im Begriff steht, sich in ein Gefäss umzuwandeln, während die herumliegenden Zellen 1—6 gewöhnliche Zellen etwa junge Holzparenchymzellen darstellen mögen. Es muss nun an diesem Schema sofort auffallen, dass die tangentiale Wand *(dc)* zwischen den Zellen 1 und 6 (ebenso wie die entsprechende Wand zwischen 3 und 4), die doch im cambialen Zustande offenbar dieselbe Länge besessen haben muss, wie die übrigen Tangentialwände, ganz bedeutend kürzer erscheint als diese. Da nun an eine theilweise Compression oder Resorption der betreffenden Tangentialwände nicht zu denken ist, bleibt allein die Annahme übrig, dass ein Theil der ursprünglichen Tangentialwand zwischen 1 und 6 sich gespalten hat und auf die schrägen Wände *ca* und *ce* übergegangen ist.

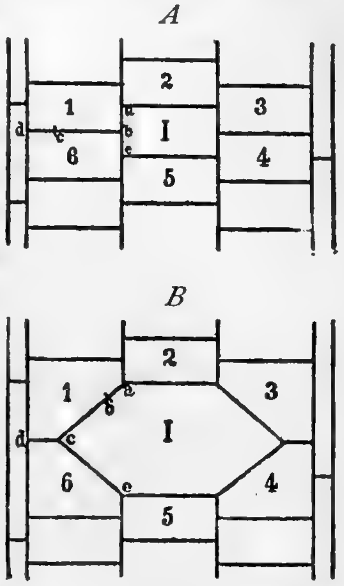


Fig. 36. (B. 572.) Schematische Darstellung der Gefässbildung.

Gehen wir also von dem Stadium Fig. 36, A aus, in dem alle Zellen noch gleiche Grösse besitzen, so würde aus diesem das Stadium B in der Weise entstehen, dass sich das Membranstück *cb* zwischen 1 und 6 spaltet und dass die Membranstücke *ab* und *bc* (in A) zusammen das Membranstück *ac* (in B) bilden; ebenso wird *cb* + *be* (in A) zu *ce* (in B). Wenn wir nun aber keine Verkürzung dieser Membranstücke annehmen wollen, so muss offenbar mit diesen Verschiebungen ein radiales Wachsthum Hand in Hand gehen, denn die direkte Verbindungslinie *ac* würde ja natürlich kürzer ausfallen als die Summe aus *ab* und *bc*. Die Fig. B ist denn auch in der That unter der Annahme construirt, dass die radiale Streckung gerade so intensiv ist, dass das der Zelle I angehörende Membranstück zwischen *c* und *a* in seiner Länge unverändert geblieben ist.

Wir kommen nun zu der wichtigen Frage, wie verhält sich während dieser Verschiebungen die Wand der Zelle I, die zukünftige Gefässwand. Dieselbe muss offenbar ein bedeutendes Flächenwachsthum erfahren haben, denn die Strecke *ac* in Fig. B ist nach unserer Construction genau um die Strecke *bc* länger als *ab* in Fig. A, und es muss somit die Gefässwand bei der vollkommenen Symmetrie unserer Construction offenbar um 4 *bc* gewachsen sein. Je nachdem wir nun aber annehmen, dass das Flächenwachsthum auf die ganze Membran gleichmässig vertheilt ist, oder nur auf bestimmte Membranpartien beschränkt ist, muss ein sehr verschiedenartiges Gleiten der betreffenden Zellen auf einander stattfinden.

Es scheinen mir nun namentlich drei verschiedene Möglichkeiten in dieser Beziehung in Frage zu kommen: entweder die Membran wächst gleichmässig im ganzen Umfange, oder es wachsen nur die Radialwände oder es wächst nur der schmale Längsstreifen der Gefässwand, der der Radialwand zwischen 1 und 6 (resp. 3 und 4) gegenüberliegt. Im ersteren Falle muss offenbar ein Gleiten der gesammten Gefässwand auf den benachbarten Zellen stattfinden, während nach

der zweiten Annahme nur die Radialwände des Gefässes auf den Radialwänden und den gespaltenen Tangentialwänden hingleiten. Nach der letzten Annahme bleiben dagegen auch die Radialwände der anliegenden Zellen mit der Gefässwandung in fester Verbindung und es drängt sich nur die wachsende Zone der Letzteren zwischen die Tagentialwände der benachbarten Zellen, die sie gleichzeitig auseinanderspaltet.

Es frägt sich nun, welche von diesen drei Wachsthumsweisen wirklich in der Natur vorkommt. KRABBE hält den zweiten Fall für den wahrscheinlichsten, giebt aber auch die Möglichkeit des ersteren zu; mir scheint nun aber der zuletzt besprochene *a priori* zum mindesten die gleiche Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, wenn nicht wegen seiner grösseren Einfachheit den Vorzug zu verdienen. Die Annahme eines localisirten Flächenwachsthums der Gefässwandung kann natürlich in dieser Beziehung kein Bedenken erregen, da ein solches ja sicher in vielen Fällen bei pflanzlichen Zellmembranen zu beobachten ist; ich erinnere nur an die Sprossung und das streng localisirte Spitzenwachsthum vieler niederen Gewächse.

Beweiskräftige Beobachtungen lassen sich nun aber zur Zeit für keine der obigen Annahmen anführen, und es muss somit erst weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, in dieser Beziehung die nöthigen Anhaltspunkte zu liefern.

Erwähnen will ich jedoch noch an dieser Stelle, dass nach den Untersuchungen von KRABBE die Gefässwand auch häufig in radialer Richtung zwischen die benachbarten Zellen hineinwachsen muss. Ebenso werden von dem genannten Autor auch die Bildung der Siebröhren, der Tracheïden, der Libriform- und Bastzellen, sowie verschiedene andere Differenzirungen auf gleitendes Wachsthum zurückgeführt. Die hierbei in Frage kommenden Erscheinungen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, sind nun zwar zum Theil nicht so leicht darzustellen, weil sie sich nicht in einer Ebene abspielen, beruhen aber im Wesentlichen stets auf denselben Principien.

II. Abschnitt.

Physiologie der Zelle.

Da ja der gesammte pflanzliche Organismus sich aus Zellen und Zellderivaten aufbaut, so ist es natürlich nicht möglich, eine Grenze zu ziehen zwischen der Pflanzenphysiologie und der Physiologie der Zelle, und es sollen denn auch im Folgenden, mehr nach willkürlicher Wahl, diejenigen Theile der Zellphysiologie eine vorwiegende Berücksichtigung finden, die nicht bereits in den Handbüchern der allgemeinen Pflanzenphysiologie eine umfassende Bearbeitung gefunden haben und bei denen es bereits gelungen ist, die beobachteten Erscheinungen auf das Wirken bestimmter Zellbestandtheile zurückzuführen.

Zum Verständniss der gesammten Zellmechanik ist nun aber vor allem eine genaue Kenntniss der physikalischen Eigenschaften der organisirten Substanzen nothwendig, und ich werde deshalb auch zunächst in einem Kapitel eine genaue Besprechung der Quellungserscheinungen sowie der sogenannten osmotischen Erscheinungen geben, wobei gleichzeitig auch die molecularphysikalische Erklärung derselben, wie sie namentlich von NAEGELI und PFEFFER begründet

wurde, auseinandergesetzt werden soll. Daran wird sich dann zunächst noch eine eingehende Besprechung der physikalischen Eigenschaften der Zellmembran und des Plasmakörpers schliessen.

Kapitel 1.

Theorie der Quellung und Osmose.

1. Wesen der Quellung.

Als quellungsfähig bezeichnet man einen Körper, der bei der Berührung mit Wasser unter gleichzeitiger Volumzunahme eine gewisse Menge davon, ohne diese chemisch zu binden, in sich aufnimmt, an trockene Luft gebracht dieselbe aber wieder abgiebt. Die Menge des aufgenommenen Wassers kann je nach der Substanz sehr verschieden gross sein, für jeden bestimmten Stoff lässt sich jedoch eine Grenze angeben, nach deren Erreichung keine weitere Wasseraufnahme mehr stattfindet. Das Verhältniss zwischen fester Substanz und Wasser in diesem Stadium, dem Quellungsmaximum, wird als Quellungscapacität bezeichnet.

Auf den ersten Blick hat nun die Quellung eine grosse Aehnlichkeit mit der Wasseraufnahme oder Imbibition eines porösen Körpers, wie Gyps, Thon oder dergl. Es besteht jedoch insofern ein principieller Unterschied zwischen beiden Processen, als bei dem letzteren das Wasser in Hohlräume eindringt, die schon vorher in dem betreffenden Körper vorhanden waren und aus denen das einströmende Wasser nur die eingeschlossene Luft zu verdrängen braucht, während bei der Quellung das Wasser sich erst durch Auseinanderdrängen der kleinsten Theilchen in der quellungsfähigen Substanz Raum schaffen muss. So ist denn auch die Quellung stets mit einer entsprechenden Volumzunahme verbunden, während das Volumen eines porösen Körpers bei der Wasseraufnahme natürlich unverändert bleibt. Ferner wird man bei einem porösen Körper bei genügender Vergrösserung stets ein System von Capillaren direct beobachten können, während gequollene Körper auch bei den stärksten Vergrösserungen unserer Mikroskope bekanntlich noch keine Spur eines solchen Capillarnetzes erkennen lassen. Dass ein solches mit Luft erfülltes Capillarnetz in den quellungsfähigen Körpern im ausgetrockneten Zustande derselben überhaupt nicht vorhanden sein kann, folgt aus dem Umstande, dass dieselben vollkommen durchsichtig sind, während sie doch, wenn Hohlräume vorhanden wären, ebenso wie der Hydrophan, ganz undurchsichtig sein müssten. Es muss bei der Quellung mithin eine viel innigere Mischung von Wasser und fester Substanz stattgefunden haben.

Man hat deshalb auch wohl den gequollenen Körper mit einem Krystallwasser enthaltenden Krystalle verglichen. Doch auch zwischen diesen bestehen ganz erhebliche Unterschiede. Vor Allem besteht in dem letztgenannten Körper doch stets ein ganz bestimmtes durch kleine ganze Zahlen ausdrückbares Verhältniss zwischen den Salz- und Wassermolekeln, während bei dem gequollenen Körper hiervon um so weniger die Rede sein kann, als die Quellungscapacität mit der Temperatur eine stetige Aenderung erfährt. Ferner besitzt aber das Quellungswasser eine zum Theil sehr leichte Verschiebbarkeit, während das Krystallwasser, wie sich aus der grossen Differenz in der Wärmeentwicklung

bei der Lösung wasserhaltiger und wasserfreier Salze direct ergiebt, fester gebunden sein muss als selbst in Eis (cf. NAEGELI I, 130).

Dahingegen scheint es nun geboten, die Quellung als einen der Lösung analogen Process zu betrachten. Wie in einem gequollenen Körper Bewegungen des eingeschlossenen Wassers leicht möglich sind, so können sich in einer Salzlösung die Salzmolekeln den Diffusionsgesetzen folgend, fortbewegen. In beiden Fällen wird ferner, die Homogenität der Substanzen vorausgesetzt, ein Gleichgewichtszustand nicht eher erreicht, bis die Vertheilung von Wasser und fester Substanz in allen Theilen dieselbe ist. Während jedoch eine Salzlösung stets den flüssigen Aggregatzustand besitzt, zeigen die gequollenen Substanzen im allgemeinen die Eigenschaften fester Körper und können sogar, wie wir noch sehen werden, auch im Quellungsmaximum eine sehr hohe Festigkeit besitzen. Doch giebt es auf der anderen Seite auch Körper, wie die verschleimten Cellulosemodificationen, die mit der Quellung sich in ihren Eigenschaften immer mehr den Flüssigkeiten nähern.

Ja es kann sogar bei ein und derselben Substanz ein ganz allmählicher Uebergang zwischen Quellung und Lösung stattfinden. So nimmt ein Stück *Gummi arabicum*, in feuchte Luft gebracht, Wasser auf und verliert immer mehr von seiner Sprödigkeit, behält aber zunächst noch immer seine selbständige Gestalt und wird also mit vollem Rechte als ein gequollener Körper angesehen. Erst bei der Berührung mit grösseren Wassermassen verliert dasselbe seine selbständige Gestalt und geht vollständig in Lösung über. Aehnlich verhält sich auch die Gelatine, nur ist diese im kalten Wasser nur äusserst wenig löslich, quillt aber stark darin auf, sodass man, wenn man einen Gelatinestreifen in kaltes Wasser bringt, die Grenze zwischen der gequollenen Masse und dem überstehenden Wasser stets vollkommen scharf erkennen kann, besonders wenn man den Streifen durch geeignete Farbstoffe, wie z. B. Eosin oder Methylenblau, gefärbt hat. Erwärmt man nun langsam, so sieht man den Gelatinestreifen immer mehr an Volumen zunehmen. Erst bei 35° verschwindet aber die scharfe Grenze zwischen der gequollenen Masse und der Lösung und diese rundet sich ab, soweit sie noch nicht in Lösung übergegangen ist, verhält sich also ganz wie eine Flüssigkeit. Man sieht übrigens namentlich beim Schütteln alsbald die ganze Gelatinemasse in Lösung übergehen.

Wir müssen somit Quellung und Lösung als 2 vollkommen analoge Processe ansehen, die sogar durch Uebergänge verknüpft sind. Als das Unterscheidende zwischen denselben muss aber gelten, dass bei der Quellung der feste Körper das Wasser in sich aufnimmt und in diesem Falle durch die Vereinigung des festen Körpers und des Wassers ein Körper entsteht, der ebenfalls im Allgemeinen den festen Aggregatzustand besitzt, während bei der Lösung die kleinsten Theilchen des festen Körpers sich in der Flüssigkeit vertheilen und somit eine Masse mit flüssigem Aggregatzustande resultirt. Wie aber das Wasser von den meisten Salzen nur eine beschränkte Menge zu lösen vermag, so sind auch die quellungsfähigen Körper im Allgemeinen nur einer begrenzten Wasseraufnahme fähig. Ist diese Wasseraufnahme dagegen eine unbegrenzte, wie bei dem Gummi arabicum, so findet eben ein Uebergang von der Quellung zur Lösung statt.[1])

---

[1]) Es sei bemerkt, dass verschiedene Autoren, wie namentlich NAEGELI, Körper mit begrenzter Quellungsfähigkeit »organisirt« nennen, ein Ausdruck, der jedoch von anderen Autoren zur Bezeichnung einer specifisch dem lebenden Organismus zukommenden und physika-

Endlich hat aber die Quellung auch eine gewisse, allerdings mehr äusserliche Aehnlichkeit mit der Ausdehnung der Krystalle durch die Wärme. Wie nämlich diese nur bei den regulären Krystallen in allen Richtungen eine gleiche ist, bei den übrigen aber mit der Richtung sich ändert, so kann auch die Volumzunahme bei der Quellung in verschiedenen Richtungen eine sehr verschiedene sein. Dieselbe kann gleichzeitig in der einen Richtung ein Minimum ausmachen, ja selbst in Contraction übergehen und in einer anderen Richtung das Mehrfache der früheren Länge betragen. Eine aus der Substanz herausgeschnittene Kugel wird auf diese Weise also im Allgemeinen in ein Rotationsellipsoid oder ein dreiachsiges Ellipsoid übergehen. Man bezeichnet mit Rücksicht hierauf die Richtungen der grössten und der geringsten Quellungsfähigkeit, die, wie wir noch sehen werden, im Allgemeinen mit morphologisch definirbaren Richtungen zusammenfallen, als Quellungsachsen.

2. Micellartheorie.

Zur molekularphysikalischen Erklärung der Quellungserscheinungen und einiger verwandter Phaenomene hat NAEGELI eine Theorie aufgestellt und in höchst scharfsinniger Weise begründet, nach der in den quellungsfähigen Körpern die chemischen Molekeln noch zu Massentheilchen höherer Ordnung, zu Molecülverbindungen, zusammentreten; und zwar unterscheidet NAEGELI (I, 121), neuerdings drei verschiedene Arten von Molecülverbindungen: Findet die Vereinigung der Molekeln nach bestimmten Verhältnissen statt, wie z. B. in den mit Krystallwasser krystallisirenden Salzen, so nennt er dieselben Pleone (von τὸ πλέον, die Mehrzahl). Dem gegenüber stehen die Micellen (Diminutiv von *mica*, Krume). Dieselben können entweder durch Vereinigung von Pleonen oder direkt durch Zusammenlagerung von Molekeln gebildet werden. Diese stehen aber in den Micellen nicht mehr in einem constanten Verhältniss, vielmehr sind die Micellen wachsthumsfähig wie Krystalle und theilungsfähig, ohne ihre specifischen Eigenschaften zu verlieren. Durch Vereinigung der Micellen zu wieder grösseren Complexen sollen nach NAEGELI endlich auch Micellverbände entstehen können.

Aus Micellen oder Micellverbänden bauen sich nun nach der NAEGELI'schen Theorie, die auch den folgenden Betrachtungen zu Grunde gelegt werden soll, alle quellungsfähigen Körper auf.

Bemerken will ich jedoch noch an dieser Stelle, dass PFEFFER, fast gleichzeitig mit der Einführung des Wortes Micell, für Molecülverbindung im Allgemeinen den Ausdruck Tagma (von τὸ τάγμα der durch Gesetz geordnete Haufen) vorgeschlagen hat, der auch bereits von verschiedenen Autoren angewandt wurde.

Während nun die Micellen eines quellungsfähigen Körpers im vollständig wasserfreien Zustande desselben einander bis zur Berührung genähert sind, werden sie bei der Quellung auseinandergedrängt und umgeben sich mit Wasserhüllen, deren Dicke im Verlauf der Quellung immer mehr zunimmt, bis dieselben im Quellungsmaximum ihre grösstmögliche Mächtigkeit erlangt haben.

Es macht diese Auffassung der Quellung zunächst die Annahme nothwendig, dass die Anziehungskräfte zwischen Micellen und Wassermolekeln die zwischen den Micellen untereinander herrschenden Adhäsionskräfte überwiegen; denn nur dann können sich überhaupt Wassermolekeln zwischen die Micellen einschieben.

---

lisch nicht definirbaren Structur angewandt wird. Da derselbe in beiden Fällen entbehrlich, habe ich ihn, um Missverständnissen vorzubeugen, ganz vermieden (cf. PFEFFER I, 152 und STRASBURGER I, 218).

Ferner müssen aber mit der Entfernung der Micellen von einander schliesslich die Anziehungskräfte der Micellen zu einander die Anziehungskräfte der Micellen zum Wasser überwiegen, denn nur so ist es erklärlich, dass nach Erreichung des Quellungsmaximums keine weitere Wasseraufnahme mehr stattfindet. Beides wird nun nach der NAEGELI'schen Theorie dadurch erreicht, dass die zwischen den Micellen und den Wassermolekeln herrschenden Anziehungskräfte mit der Entfernung schneller abnehmen oder einer höheren Potenz der Entfernung umgekehrt proportional sind, als die Anziehungskräfte der Micellen untereinander. Das Quellungsmaximum bezeichnet dann dasjenige Stadium, in dem die Anziehungskräfte der Micellen zu einander den zwischen den Wassermolekeln und Micellen herrschenden Anziehungskräften gleich geworden sind.

Tritt nun ein gequollener Körper mit Luft in Berührung, so werden von seiner Oberfläche, ebenso wie von einer freien Wasseroberfläche in Folge der Wärmeschwingungen Wassermolekeln in den Luftraum hinausgeschleudert. Durch den Wasserverlust an der Oberfläche wird ferner eine Bewegung der Wassermolekeln aus dem Inneren nach der Oberfläche hin erzeugt, und es kann ein Gleichgewichtszustand natürlich nicht eher eintreten, bis einerseits die Dicke der Wasserhüllen in der ganzen Masse dieselbe ist und andererseits dem Körper aus der Wasserdampf enthaltenden Atmosphäre in der Zeiteinheit ebensoviel Wassermolekeln zugeführt werden, wie in diese hinaustreten. Wenn nun auch wohl als sicher anzunehmen ist, dass dieser Zustand, ähnlich wie bei Salzlösungen, bei einer geringeren Dampfspannung erreicht werden muss, wie bei einer freien Wasseroberfläche, so lassen sich doch bei dem gänzlichen Mangel von experimentellen Untersuchungen in dieser Hinsicht genauere Angaben hierüber nicht machen.

Für die bereits erwähnte Thatsache, dass die **Ausdehnung bei der Quellung in verschiedenen Richtungen ungleich ist**, erhalten wir nun unter Zugrundelegung der Micellartheorie ebenfalls eine Erklärung, wenn wir annehmen, dass die Dimensionen der Micellen in den verschiedenen Richtungen ungleich gross sind und dass dieselben eine regelmässige Anordnung in den betreffenden Substanzen besitzen. Es leuchtet ein, dass bei gleichmässiger Dicke der Wasserhüllen in diesem Falle parallel der längsten Achse der Micellen die Ausdehnung eine geringere sein muss, als parallel der kleineren Achse, da ja in die Richtung der ersteren eine viel geringere Anzahl von Wasserhüllen fällt.

Die ungleiche Grösse der Quellungscapacität bei gleicher chemischer Zusammensetzung wird endlich dadurch erklärt, dass in dem Körper mit grösserer Quellungscapacität die Micellen kleiner sind, sodass also in diesem Falle die Zahl der Wasserhüllen natürlich für eine gleiche Masse grösser ist, als in dem anderen Körper mit grösseren Micellen.

3. Kraftentwicklung bei der Quellung.

Da wir die Quellung als einen der Lösung analogen Vorgang ansahen, kann es uns natürlich nicht wundern, dass bei derselben **grosse Kräfte zur Entwicklung gelangen**. So ist es ja denn auch in der That bekannt, dass quellende Samen einen grossen Druck zu erzeugen im Stande sind und z. B. Schädel aus einander zu sprengen vermögen. Eine direkte Messung dieser Kraft wurde jedoch bislang nur in einem Falle von REINKE (I, 49) ausgeführt, derselbe zeigte, dass lufttrockene *Laminarien*-Stücke selbst bei einer Belastung von 41,2 Atmosphären noch 16% Wasser aufzunehmen vermögen. Es können aber bei der Quellung

jedenfalls noch viel bedeutendere Druckkräfte zur Entwicklung gelangen, wie aus der bedeutenden Wärmeentwicklung hervorgeht, die gerade in den ersten Stadien der Quellung und namentlich beim Uebergange aus dem bei 100° getrockneten Zustande in den lufttrockenen Zustand stattfindet. So hat NAEGELI (I, 133) gezeigt, dass Weizenstärke die bei 80—90° getrocknet war, sich bei der Aufnahme einer gleichen Gewichtsmenge Wassers um 11,6° C. erwärmte, während bei lufttrockener Stärke, die auf 100 Grm. Stärke 15,1 Grm. Wasser enthielt, auf Zusatz weiterer 84,9 Grm. Wasser nur eine Temperaturerhöhung von 2,7° eintrat. Mithin kommt auf die zuerst aufgenommenen 15,1 Grm. Wasser eine Temperaturerhöhung von 11,6—2,7 = 8,9° C.

Da nun ähnliche Verhältnisse sich höchst wahrscheinlich bei der *Laminaria* herausstellen dürften — REINKE (I, 80) konnte eine Temperaturerhöhung von 1° C. bei der Quellung der lufttrockenen Masse constatiren —, so ist wohl die Annahme berechtigt, dass auch hier die zuerst eintretenden Wassermolekeln eine ganz bedeutend grössere Kraft zu entwickeln im Stande sind, als 41 Atmosphären, was uns ja mit Rücksicht auf die Grösse der übrigen Molekularkräfte nicht wundern kann.

Diese enormen Kräfte müssen natürlich auch eine Compression des Quellungswassers bewirken, die namentlich die Wassermolekeln in der unmittelbaren Umgebung der Micellen treffen muss, da diese ja nach obigem am stärksten angezogen werden. So konnte denn auch REINKE (I, 65) in der That constatiren, dass bei Stücken von *Laminaria* das eintretende Wasser um ca. 0,2 % comprimirt ist, was einem Drucke von 40 Atmosphären entspricht. Für die Grösse der Contraction kann natürlich auch die Wärmebildung bei der Quellung gewisse Anhaltspunkte liefern; doch kann dieselbe keineswegs direkt zur Berechnung der Contraction benutzt werden. Denn die zur Ermöglichung der Quellung nothwendige Entfernung der Micellen und die Vermehrung ihrer Beweglichkeit muss nothwendig mit einer Wärmeabsorption verbunden sein, während die Verminderung der Beweglichkeit der Wassermolekeln allein als wärmeerzeugender Process in Frage kommt (cf. NAEGELI I, 134). Die wirklich eintretende und messbare Temperaturveränderung ist nun offenbar nur die Resultante dieser antagonistischen Processe. Immerhin kann die bei der Quellung eintretende Temperaturerhöhung zur Bestimmung des Minimums der Contraction benutzt werden, und wir sind somit zu der Annahme berechtigt, dass namentlich die zuerst aufgenommenen Wassermolekeln mit sehr grosser Kraft von den Micellen angezogen werden müssen.

4. Filtration durch quellungsfähige Körper.

Mit der Stärke der Anziehungskraft, die die Micellen auf die Wassermolekeln ausüben, muss nun natürlich auch die Beweglichkeit derselben abnehmen und die durch äusseren Druck bewirkte Bewegung durch die Micellarinterstitien quellungsfähiger Körper, die auch wohl als Filtration bezeichnet wird, verlangsamt werden. So ist denn auch der Bewegungswiderstand in quellungsfähigen Körpern (Filtrationswiderstand) im Allgemeinen wohl bedeutend grösser, als die Reibungswiderstände in feinen Capillarröhren oder porösen Körpern. So constatirte PFEFFER (I, 60) mit Hilfe eines alsbald noch näher zu beschreibenden Apparates, dass bei einem Druck von 100 Centim. Quecksilber durch eine Thonzelle 950—1300 Ccm. Wasser im Verlaufe einer Stunde hindurchgepresst wurden, während durch eine dieser Thonzelle aufgelagerte quellungsfähige Membran von Ferrocyankupfer in derselben Zeit und bei gleichem Druck stets weniger als

0,04 Centim. hindurchtraten. Ferner geht aus einer anderen Versuchsreihe desselben Autors (cf. PFEFFER I, 71 und 108), in der ebenfalls Filtration durch eine Ferrocyankupfermembran stattfand, hervor, dass die Menge der durchfiltrirten Flüssigkeit innerhalb der Grenzen von 38 und 210 Centim. Quecksilber der Grösse des Druckes proportional ist, wenigstens lagen die Abweichungen innerhalb der unvermeidlichen Versuchsfehler.

Ueber den Filtrationswiderstand der Zellmembranen und der Plasmamembranen lassen sich zur Zeit keine genaueren Angaben machen, da es bisher nicht gelungen ist, eine vorwurfsfreie Untersuchungsmethode ausfindig zu machen, bei der nachweislich die Wanderung des Wassers in der unveränderten Membran und nicht in den Poren derselben stattfindet.

5. Aufnahme von Lösungen.

Ebenso wie das Wasser können nun ferner auch im Wasser gelöste Stoffe und auch andere Flüssigkeiten von den quellungsfähigen Körpern aufgenommen werden. Ob eine solche Aufnahme stattfindet oder nicht, wird lediglich von der Grösse der Molecularkräfte abhängen, die zwischen den Micellen der quellungsfähigen Substanz und den Molekeln des Wassers und des im Wasser gelösten Stoffes, der im Folgenden der Kürze des Ausdrucks halber einfach als Salz bezeichnet werden soll, herrschen. Offenbar wirken in dieser Beziehung den Anziehungskräften der Micellen zu den Salzmolekeln die Anziehungskräfte der Micellen zu den Wassermolekeln und die der letzteren zu den Salzmolekeln entgegen. Da nun die Resultante dieser Kräfte in verschiedener Entfernung von den Micellen im Allgemeinen verschiedene Werthe besitzen wird, so muss auch die Vertheilung der Salz- und Wassermolekeln in verschiedenen Abständen von den Micellen eine verschiedene sein.

Es sind nun in dieser Beziehung namentlich folgende Fälle zu unterscheiden, die für das osmotische Verhalten der betreffenden Substanz, wie wir noch sehen werden, von grösster Wichtigkeit sind: Entweder wird überhaupt kein Salz von dem quellungsfähigen Körper aufgenommen, oder eine verdünntere oder eine gleich concentrirte oder endlich eine concentrirtere Lösung desselben. In den 3 letzteren Fällen können wir natürlich durch direkte Beobachtung über die Vertheilung der Salzmolekeln in den Wasserhüllen der Micellen keinen Aufschluss erlangen. Es ist jedoch wohl anzunehmen, dass bei Auf ahme einer verdünnteren Lösung, in der unmittelbaren Umgebung der Micellen reines Wasser oder jedenfalls sehr verdünnte Lösung sich befindet, und dass mit der Entfernung von diesen die Concentration der Lösung immer mehr zunimmt. Ebenso ist es nicht ausgeschlossen, dass bei der Aufnahme einer concentrirteren Lösung die Micellen gleichsam mit einem Panzer von Salzmolekeln umgeben sind und dass erst an diesen eine mit der Entfernung an Concentration abnehmende Lösung grenzt.

Was nun die in dieser Hinsicht vorliegenden Untersuchungen anlangt, so fehlen uns für pflanzliche Substanzen allerdings genaue quantitative Bestimmungen noch gänzlich. Doch lässt sich auch jetzt schon mit Sicherheit behaupten, dass sowohl die Aufnahme einer concentrirteren als auch die einer verdünnteren Lösung thatsächlich stattfindet. Das erstere wurde von NAEGELI constatirt, der, als er in ein und dieselbe Menge Kalilauge zu verschiedenen Zeiten Stärkekörner eintrug, eine stetige Abnahme der Quellungserscheinungen nachweisen konnte, offenbar weil eine allmähliche Verdünnung der Lösung durch die quellenden Stärkekörner bewirkt wurde. Auf der anderen Seite beobachete REINKE, wie sich aus

einer concentrirten Lösung von Glaubersalz Krystalle ausschieden als trockene gehäutete Erbsen in dieselbe gebracht wurden. Ebenso verhält sich auch der Alkohol, denn als Reinke trockene Erbsen längere Zeit lang in 50% Alkohol belassen hatte, war die Concentration der überstehenden Flüssigkeit so sehr erhöht, dass keine Quellung mehr in derselben stattfand.

Ferner beruhen aber auch die in der heutigen mikroskopischen Technik zu so grosser Bedeutung gelangten Tinctionsmethoden sicher zum grössten Theile darauf, dass die verschiedenen quellungsfähigen Substanzen des Thier- und Pflanzenkörpers die betreffenden Farbstoffe in verschiedener Menge in sich aufnehmen.

Durch die in Wasser gelösten Stoffe kann nun ferner eine Aenderung der Quellungscapacität bewirkt werden. Es werden zunächst Stoffe, die gar nicht von der quellenden Substanz aufgenommen werden, diesem vermöge ihrer Wasser anziehenden Kraft Wasser zu entziehen suchen. In gleicher Weise werden aber auch solche Stoffe, die in geringerer Menge aufgenommen werden, als sie in der umgebenden Lösung enthalten sind, eine Veränderung der Quellungscapacität bewirken, wie denn auch in der That Alkohol, Glycerin und concentrirte Salzlösungen der im Wasser gequollenen Zellmembran Wasser zu entziehen vermögen. Im entgegengesetzten Sinne müssen nun im Allgemeinen die in concentrirterer Lösung aufgenommenen Stoffe wirken, wenn sie selbst eine starke Anziehung zum Wasser besitzen. In dieser Weise dürfte die stärkere Quellung der Stärkekörner und Zellmembranen in verdünnten Alkalien und Säuren, soweit sie durch nachheriges Auswaschen wieder rückgängig gemacht werden kann, ihre Erklärung finden. Bei der starken Quellung in concentrirten Alkalien und Säuren, die auch nach Uebertragung in reines Wasser erhalten bleibt, scheint es geboten mit Naegeli eine Zertrümmerung der Micellen oder auch vielleicht zunächst nur der Micellverbände anzunehmen.

Endlich kann aber auch die Einlagerung solcher Substanzen, die von Wasser nicht benetzt werden, eine Herabdrückung der Quellungscapacität bewirken; so nimmt man ja in der That an, dass die geringe Quellungsfähigkeit der Cuticula und der verkorkten Membranen auf Einlagerung eines Fettes beruht.

6. Theorie der osmotischen Erscheinungen.

Wenn ein gequollener Körper zwei verschiedene Salzlösungen oder Lösungen von verschiedener Concentration von einander trennt, so werden durch denselben Bewegungen der Salz- und Wassermolekeln stattfinden, die als diosmotische oder auch kürzer als osmotische Strömungen bezeichnet werden. Da alle Stoffwanderungen von Zelle zu Zelle wesentlich durch osmotische Strömungen bewirkt werden, so wollen wir auf die Theorie dieser Erscheinung, wie sie namentlich durch Pfeffer begründet ist, etwas näher eingehen.

Wir haben nun zunächst 3 Wege zu unterscheiden auf denen Wasser und darin gelöste Stoffe eine quellungsfähige Membran zu durchdringen vermögen.

Zunächst wäre es denkbar und ist auch in der That von Pfeffer als möglich hingestellt, dass eine Bewegung durch die Micellen selbst stattfände (diatagmatische Osmose nach Pfeffer). Naegeli (I, 132) führt jedoch verschiedene Gründe an, die es wahrscheinlich machen, dass das in den Micellen enthaltene Wasser in diesen ebenso, wie das Krystallwasser in den Krystallen, sehr fest gebunden ist und dass eine Wanderung durch die Micellen nicht stattfinden kann. Da nun ferner alle osmotischen Erscheinungen ohne die Annahme einer Wande-

rung durch die Micellen hindurch erklärt werden können, scheint es mir nicht geboten, auf diesen Punkt näher einzugehen.

Nehmen wir also an, dass nur eine Bewegung um die Micellen herum stattfindet, so wird sich die Osmose sehr verschieden abspielen, je nachdem in der betreffenden Membran Canäle vorhanden sind, in denen die Salzmolekeln dieselbe zu durchwandern vermögen, ohne jemals in das Bereich der von den Micellen auf dieselben ausgeübten Molekularkräfte zu gelangen, oder ob nur eine Bewegung innerhalb der molecularen Wirkungssphären der Micellen möglich ist. PFEFFER (I, 41) unterscheidet hiernach zwischen »capillarer« und »molecularer Osmose«.

Was nun zunächst die erstere anlangt, so findet dieselbe in gleicher Weise statt, wie die Diffusion oder die Bewegung von Salzmolekeln ohne Anwesenheit einer trennenden Membran. Es findet hier ein Austausch von Salz- und Wassermolekeln statt, ohne dass aber auf irgend einer Seite eine Volumzunahme stattfände. Eine solche capillare Osmose findet nun in den meist zu osmotischen Versuchen benutzten thierischen Membranen jedenfalls gleichzeitig mit molecularer Osmose statt, sie ist aber bei den Niederschlagsmembranen von Ferrocyankupfer etc. und bei der Plasmamembran, dem osmotisch wichtigsten Theile der lebenden Pflanzenzelle, ausgeschlossen.

Bei dieser ist nur molekulare Osmose möglich, die auch allein im Stande ist, eine einseitige Bewegung und, wenn die eine Lösung in einem begrenzten Raume sich befindet, Druckkräfte hervorzubringen. Betrachten wir nun zunächst die Osmose durch eine Membran, die auf ihrer einen Seite mit reinem Wasser, auf der anderen mit einer Salzlösung gefüllt ist und nehmen ferner an, dass in irgend welcher Weise eine Drucksteigerung durch die osmotischen Strömungen verhindert wird. Wir haben dann den obigen Erörterungen über Aufnahme gelöster Stoffe durch quellungsfähige Körper gemäss (cf. p. 666) 4 verschiedene Fälle zu unterscheiden: Wenn zunächst die Salzmolekeln gar nicht in die Membran eindringen, so wird an der Grenze zwischen Membran und Salzlösung eine Zone (Diffusionszone nach PFEFFER) entstehen, in der der Uebergang von dem unter der Wirkung der Micellen stehenden Wasser zur Salzlösung stattfindet. Hier wird die Letztere in Folge der wasseranziehenden Kraft der Salzmolekeln fortwährend Wasser an sich ziehen, das durch einen Zustrom aus der Membran und der auf der anderen Seite derselben befindlichen Flüssigkeit fortwährend ersetzt wird. Es muss so also ein constanter Wasserstrom durch die Membran hindurch nach der Salzlösung hin stattfinden, der so lange andauert, bis die Salzlösung so verdünnt geworden ist, dass die wasseranziehende Kraft derselben den Filtrationswiderstand der Membran nicht mehr zu überwinden vermag.

Nimmt nun aber die betreffende Membran Salzlösung zwar auf, aber in geringerer Concentration, als die der angrenzenden Lösung, so können wir zunächst einmal annehmen, dass die Concentration der Lösung innerhalb der ganzen Ausdehnung der Micellarinterstitien dieselbe wäre. Es wird sich dann offenbar zwischen der Membran und der Lösung eine Diffusionszone bilden, in der die concentrirte Lösung in die verdünntere übergeht und dieser wie in dem soeben besprochenen Falle Wasser zu entziehen sucht. Es wird so wiederum ein Wasserstrom nach der Salzlösung hin erzeugt, der um so stärker sein muss, je grösser der Concentrationsunterschied in der Diffusionszone ist.

In Wirklichkeit wird sich die Bewegung nun allerdings viel complicirter gestalten, da wohl im Allgemeinen die Micellen zunächst von reinem Wasser oder

sehr verdünnter Lösung umgeben sein werden und in der Mitte zwischen zwei Micellen die Concentration der Lösung eine bedeutend grössere, vielleicht der Concentration der der Membran angrenzenden Lösung gleich sein wird. Es wird dann jedes Micell von einer Diffusionszone umgeben sein und in der Umgebung der Micellen eine vorwiegende Wasserströmung nach der Lösung hin eintreten, während in der Mitte der intermicellaren Canäle um so mehr ein einfacher Austausch von Wasser und Salzmolekeln nach den Diffusionsgesetzen stattfindet, je höher die Concentration der Lösung in derselben ist.

In dem dritten der pag. 666 aufgeführten Fälle, wo die Lösung von dem quellenden Körper in gleicher Concentration aufgenommen wird, wo die Micellen also gar keinen verändernden Einfluss auf die Concentration der Lösung ausüben, wird offenbar eine Diffusionszone in dem vorhin gekennzeichneten Sinne überhaupt nicht zu Stande kommen, es wird ein Austausch von Salz und Wasser einfach nach den Diffusionsgesetzen stattfinden, ebenso als wenn die trennende Membran nicht vorhanden wäre.

In dem letzten Falle endlich, wo eine concentrirtere Lösung aufgenommen wird, muss ganz entsprechend dem zweiten Falle in der unmittelbaren Umgebung der Micellen eine überwiegende Wanderung von Salzmolekeln stattfinden, während der Stoffaustausch mit der Entfernung von den Micellen immer mehr der gewöhnlichen Diffusion sich nähert.

7. Osmose unter Druck.

Ein für das Verständniss der Mechanik der Pflanzenzelle wichtiger Fall ist nun der, dass die quellungsfähige Membran die osmotisch wirksame Lösung vollständig umschliesst und auch im imbibirten Zustande eine grosse Festigkeit besitzt. Es wird dann mit der Volumzunahme derselben ein Druck auf die Membran ausgeübt, dem die elastische Spannung der letzteren entgegenwirkt. Offenbar wird dann ferner durch die Spannung der Membran eine nach aussen gerichtete Filtrationsströmung veranlasst und die maximale Druckhöhe wird erreicht sein, wenn der nach aussen gerichtete Filtrationsstrom dem durch die osmotische Wirkung der Lösung erzeugten Einstrome gleich geworden ist.

Für den uns namentlich interessirenden Fall, bei dem kein Durchtritt des osmotisch wirksamen Stoffes stattfindet, müssen nun offenbar beide Strömungen in denselben Bahnen stattfinden und, da sie mithin auch gleiche Widerstände zu überwinden haben, so muss, wenn die Gleichheit der nach aussen und nach innen gerichteten Strömungen oder die Maximaldruckhöhe erreicht ist, auch die Spannung der Zellmembranen der osmotischen Kraft der Lösung gleich geworden sein. Es leuchtet ferner ein, dass in diesem Falle der Maximaldruck auch unabhängig ist von der Beschaffenheit der Membran und für ein und dieselbe Lösung in verschiedenen Membranen dieselbe sein muss. Es wird eben bei einer Membran mit grösserem Filtrationswiderstand die Druckhöhe viel langsamer wachsen, es wird aber auch hier ein Gleichgewichtszustand nicht eher eintreten, als bis die Spannung der Membran der wasseranziehenden Kraft der Lösung gleich geworden ist.

Treten nun mit ein und derselben Membran verschiedene Lösungen in Berührung, so kann natürlich für diese die osmotische Wirksamkeit derselben eine sehr verschiedene sein. Es ist aber keineswegs gestattet, aus der grösseren oder geringeren Permeabilität einen Schluss auf die relative Grösse der Salzmolekeln zu ziehen, denn die die Grösse der Permeabilität bedingende Gestalt und

Constitution der Diffusionszone ist nicht von der Grösse der Salzmolekeln, sondern von den zwischen Micellen, Salz- und Wassermolekeln obwaltenden Molekularkräften abhängig. Es ist aber sehr wohl möglich, dass ein Körper mit kleinen Molekeln von einer Membran gar nicht aufgenommen wird, die ein anderer mit bedeutend grösseren Molekeln leicht durchwandert.

Für die Mechanik der Zelle ist nun wieder der Fall von besonderem Interesse, dass eine Membran in Gestalt eines geschlossenen Schlauches die eine Lösung vollkommen umschliesst, während sich ausserhalb derselben eine andere Lösung befindet. Offenbar werden dann beide Lösungen Wasser an sich ziehen. Ist nun zunächst die wasseranziehende Kraft der inneren Lösung grösser, so muss ein Wasserstrom nach dieser gerichtet sein. Dadurch wird dann die Membran ausgedehnt und ein Filtrationsdruck erzeugt, der ebenso, wie die wasseranziehende Kraft der äusseren Lösung, der inneren Lösung das Wasser zu entziehen sucht. Es wird nun offenbar ein Gleichgewichtszustand eintreten, wenn die Summe aus der wasseranziehenden Kraft der äusseren Lösung und der Spannung der Zellmembran der wasseranziehenden Kraft der inneren Lösung gleich geworden ist. Die Spannung der Zellmembran in diesem Stadium wird also direct die Differenz zwischen der wasseranziehenden Kraft der inneren und der äusseren Lösung angeben.

Besitzt nun aber die trennende Membran die Fähigkeit, einem Drucke sofort durch entsprechendes Wachsthum nachzugeben, ohne dass dabei eine Spannung einträte, so wird die Ausdehnung derselben offenbar so lange fortdauern müssen, bis die innere Lösung durch Wasseraufnahme so sehr verdünnt ist, dass die wasseranziehende Kraft der inneren und der äusseren Lösung gleich geworden ist. Kennen wir nun die Concentration dieser Lösungen, die von de Vries als isotonisch (von ἴσος gleich und τόνος Spannung) bezeichnet werden, so kann man die relative Grösse der wasseranziehenden Kraft verschiedener Stoffe auf diese Weise berechnen. Wir werden später sehen, wie die Pflanzenzelle selbst dem genannten Forscher ein Mittel geboten hat, um derartige Berechnungen mit grosser Genauigkeit auszuführen.

8. Experimentelles über Osmose.

Während man nun früher vorwiegend mit thierischen Häuten oder Pergamentpapier, die jedenfalls auch im hohen Grade capillare Osmose gestatten, osmotische Untersuchungen anstellte, wurde zuerst von Traube (I) auf das eigenthümliche Verhalten der Niederschlagsmembranen aufmerksam gemacht. Eine solche Niederschlagsmembran entsteht z. B., wenn man einen Krystall von gelbem Blutlaugensalz in eine mässig verdünnte Lösung von Kupfervitriol bringt. Dieselbe besteht in diesem Falle natürlich aus Ferrocyankupfer und umgiebt zunächst den Krystall als braune Hülle, und, da sie sowohl für Kupfervitriol als auch für Ferrocyankalium, die beiden »Membranogene«, so gut wie impermeabel ist, trennt sie diese scharf von einander. Als quellungsfähiger Körper ist diese Membran jedoch durchlässig für Wasser und die stärker wasseranziehende Kraft der den Krystall umgebenden concentrirten Lösung von Ferrocyankalium bewirkt einen Wasserstrom in das Innere des von der Niederschlagsmembran umschlossenen Raumes. Dadurch wird nun diese aber alsbald gesprengt; die durch die Oeffnung heraustretende Flüssigkeit umgiebt sich jedoch sofort mit einer neuen Niederschlagsmembran; diese Membran wird dann alsbald an einer Stelle wieder zersprengt und erhält abermals einen neuen Aus-

wuchs, und es muss sich dieser Process so lange wiederholen, bis endlich innerhalb und ausserhalb der Zelle gleicher Druck herrscht.

Da nun die durch diese Niederschlagsmembranen gebildeten blasenartigen Körper mit den thierischen und pflanzlichen Zellen in mancher Beziehung eine gewisse Aehnlichkeit haben, so wurden sie von TRAUBE als anorganische Zellen bezeichnet; von anderen Autoren wurde auch häufig der Ausdruck künstliche Zellen für dieselben angewandt.

Solche anorganischen Zellen kann man übrigens durch sehr verschiedenartige Substanzen erhalten; sehr zweckmässig ist z. B. auch das von TRAUBE (I, 58) vorgeschlagene Recept, nach dem ein Tropfen aus 5 Thln. flüssigem Leim (β-Leim), 1 Thl. Gelatine, 5 Thln. Rohrzucker und einer Spur Kupfersulfat in eine concentrirte Lösung von Gerbsäure eingetragen wird. Die Niederschlagsmembran besteht in diesem Falle natürlich aus gerbsaurem Leim und gerbsaurem Kupfer, von denen letzteres die Festigkeit der Membran erhöht, während der Rohrzucker nur zur Beschleunigung des Wachsthums der Zelle dient; um die Zelle endlich besser sichtbar zu machen, kann man auch noch durch Zusatz von etwas Eosin eine Rothfärbung derselben bewirken.

Die Gerbsäure-Leim-Zellen sind auch dadurch besonders interessant, dass sie sicher durch Intussusception wachsen; dasselbe gilt übrigens, wie von REINKE (V) gezeigt wurde, von den anorganischen Zellen, die durch Eintragen von Krystallen von Kupfersulfat oder Kobaltchlorid in verdünnter Wasserglaslösung erzeugt werden.

An dieser Stelle ist nun namentlich hervorzuheben, dass die Niederschlagsmembranen sich den meisten thierischen Häuten gegenüber durch hohe Impermeabilität auszeichnen; sind sie doch für die Membranogene, die durch jene sich mit Leichtigkeit zu bewegen vermögen, nur in ganz geringem Grade permeabel. Da die Niederschlagsmembranen jedoch viel zu fein sind, um irgendwie erhebliche Druckkräfte auszuhalten, konnten dieselben natürlich nicht direct zu osmotischen Versuchen verwandt werden.

Es ist nun das Verdienst PFEFFER's, eine höchst sinnreiche Methode erdacht zu haben, welche es möglich macht, mit Hilfe eben dieser Niederschlagsmembranen Druckkräfte von mehreren Atmosphären hervorzubringen. Er erreichte dies dadurch, dass er die Niederschlagsmembranen einer festen, aber leicht permeablen Masse ein- oder auflagerte, und zwar erwiesen sich hierzu als sehr brauchbar die Thoncylinder, die bei galvanischen Batterien Verwendung finden. Dieselben wurden, nachdem in ihrem Inneren die Niederschlagsmembran (meist von Ferrocyankupfer) erzeugt war, mit der auf ihr osmotisches Verhalten zu prüfenden Lösung gefüllt und dann am oberen Ende mit einem geeigneten Manometer in Verbindung gebracht, das zugleich einen luftdichten Abschluss bewirkte.

PFEFFER konnte nun mit Hilfe dieses Apparates constatiren, dass in der That durch osmotische Strömungen sehr hohe Druckkräfte hervorgebracht werden können. Und zwar gelang es ihm nachzuweisen, dass nicht nur die Colloide[1]) im Stande sind, hohe osmotische Druckkräfte hervorzubringen, dass vielmehr die Lösungen krystallinischer Substanzen hierzu noch in viel höherem Grade befähigt sind. Es musste dies früheren Forschern eben deswegen entgehen, weil die von ihnen benutzten Membranen für die genannten Körper viel zu leicht

---

[1]) Die von GRAHAM herrührende Eintheilung in Colloide und Krystalloide ist jetzt zwar nicht mehr in aller Strenge durchführbar; immerhin bezeichnet man aber Körper, die schwer durch thierische Häute oder Pergamentpapier diosmiren und nicht krystallisationsfähig sind, wie Eiweiss, Gummi, Kieselsäure etc. als Colloide, im Gegensatz zu den krystallisirenden und leicht diosmirenden Krystalloiden. Letzterer Ausdruck hat hier natürlich eine ganz andere Bedeutung, als ihm NAEGELI gab, der die quellungsfähigen Krystalle als Krystalloide bezeichnet.

durchlässig sind, während durch die Ferrocyankupfermembran, wie PFEFFER gezeigt hat, von den untersuchten Salzen nur ganz minimale Quantitäten hindurchtreten.

Zur Demonstration dieser Verhältnisse mag die beistehende von PFEFFER (I, 731) aus seinen Versuchen abgeleitete Tabelle dienen, die die durch 6proc. Lösungen von verschiedenen Substanzen bewirkten Maximaldruckhöhen in cm Quecksilber für die in der Ueberschrift bemerkten Membranen angiebt. In derselben ist nur der Druck für den Salpeter in der Ferrocyankupfermembran berechnet, da jedoch PFEFFER bei einer 3,3proc. Lösung bereits einen Druck von 436,8 cm Hg thatsächlich beobachtete, so dürfte der angegebene Werth eher zu klein als zu gross sein.

	Thierblase.	Pergam. Papier	Cu_2FeCy_6
Gummi arabicum . .	13,2	17,9	25,9
Flüssiger Leim . . .	15,4	21,3	23,7
Rohrzucker	14,5	29,0	287,7
Salpeter	8,9	20,4	700 (?)

Kapitel 2.

Die physikalischen Eigenschaften der Zellmembran.

1. Specifisches Gewicht.

Eine genaue Bestimmung des specifischen Gewichtes der Zellmembran bietet weit grössere Schwierigkeiten, als dies auf den ersten Blick scheinen möchte, und zwar werden dieselben namentlich dadurch veranlasst, dass es sehr schwer ist, von einem beliebigen Pflanzentheile denjenigen Theil des Gesammtvolumens zu bestimmen, der von der Zellmembran eingenommen wird. Auf der anderen Seite ist jedoch gerade die genaue Kenntniss des specifischen Gewichtes der Zellmembran deswegen von Wichtigkeit, weil sich aus diesem und dem Trockengewicht eines beliebigen Pflanzentheiles von bestimmtem Volumen das Verhältniss zwischen Membran und Lumen in sehr einfacher Weise berechnen lässt.

Zu diesem Zwecke wurde denn auch in der That zuerst von SACHS (VI, 326) eine genauere Bestimmung des specifischen Gewichtes der verholzten Zellmembran vorgenommen, und zwar verfuhr er hierbei in der Weise, dass er feine Querschnitte, aus denen durch Kochen die Luft entfernt war, in Lösungen von bekanntem specifischen Gewichte brachte und beobachtete, ob sie darin aufstiegen oder untersanken. SACHS fand nun, dass feine Holzquerschnitte von *Abies pectinata* in Lösungen vom specifischen Gewicht 1,56 langsam untersanken und schliesst daraus, dass das specifische Gewicht der verholzten Zellmembran nahezu 1,56 beträgt oder vielleicht ein wenig grösser ist.

Aehnliche Resultate erhielt sodann R. HARTIG (I, 14), der Holz und Rinde verschiedener einheimischer Bäume in gleicher Weise untersuchte. In Lösungen, deren specifisches Gewicht 1,57 betrug, beobachtete er in allen Fällen ein Steigen der Querschnitte, nur die Buchenrinde sank darin zu Boden, was HARTIG auf den reichen Aschengehalt derselben zurückführt.

Demgegenüber hat neuerdings HENZE (I) eine Reihe von diesbezüglichen Bestimmungen vorgenommen, nach denen das specifische Gewicht der Zellmembran nicht unbeträchtlich höhere Werthe besitzen und zwischen 1,60 und 1,63 liegen soll. Es ist nun zwar wohl nicht ausgeschlossen, dass in der That, wie dies auch von HENZE angenommen wird, die abweichenden Resultate von SACHS

dadurch veranlasst wurden, dass die betreffenden Schnitte noch kleine Luftblasen enthielten; möglich scheint es mir jedoch auch, dass eine andere, bisher nicht beachtete Fehlerquelle die Resultate beeinflusst hat; da nämlich die genannten Autoren mit verschiedenen Salzen operirt haben (SACHS und R. HARTIG mit Kalknitrat und Zinknitrat, HENZE mit Jodkalium), so ist es sehr wohl möglich, dass die betreffenden Holzstücke aus den Salzlösungen in ihre Micellarinterstitien eine Lösung von abweichender Concentration aufnahmen; offenbar muss doch, wenn z. B. eine verdünntere Lösung imbibirt wird, das specifische Gewicht der Zellmembran zu gering gefunden werden. Da nun aber HENZE auch nach anderen Untersuchungsmethoden, die allerdings wohl auch mit ziemlich beträchtlichen Beobachtungsfehlern verbunden waren, ebenfalls über 1,62 liegende Werthe für das specifische Gewicht der verholzten Zellmembran gefunden hat, so müssen wir, solange keine umfassenderen Untersuchungen in dieser Hinsicht vorliegen, annehmen, dass die durch Jodkaliumlösung erhaltenen Resultate als die zuverlässigsten zu betrachten sind und dass das specifische Gewicht der trockenen Zellmembran in der That über 1,6 beträgt.

Bemerken will ich schliesslich noch, dass nach weiteren Untersuchungen von HENZE zwischen dem Aschengehalt der Membran und dem specifischen Gewicht derselben keine Beziehungen bestehen sollen und dass ferner das specifische Gewicht der gereinigten Cellulose im Mittel 1,630 betragen soll.

2. Die mechanischen Eigenschaften der Zellmembran.

Da eine der wichtigsten Functionen der Zellmembran darin besteht, der Zelle und dem aus Zellen aufgebauten Organismus die nöthige Festigkeit zu gewähren, so müssen natürlich die mechanischen Eigenschaften derselben ein ganz besonderes Interesse beanspruchen, und zwar kommen in dieser Beziehung namentlich die Dehnbarkeit, die Tragfähigkeit und die absolute Festigkeit in Betracht. Zur Bestimmung der ersteren kann nun die grösste Längenausdehnung dienen, welcher die betreffende Membran fähig ist und die also kurz vor dem Zerreissen eintritt; man drückt dieselbe wohl am zweckmässigsten in Procenten der Gesammtlänge aus. Ein Maass für die Tragfähigkeit bietet ferner der Tragmodul, welcher dasjenige in Kgr. ausgedrückte Gewicht bezeichnet, welches ein Stab oder Riemen von 1 Millim. Querschnitt auszuhalten vermag, bevor er eine merkliche dauernde Verlängerung erfährt, über die Elasticititätsgrenze hinaus ausgedehnt ist. Zur Bestimmung der absoluten Festigkeit dient dann endlich der Festigkeitsmodul, welcher das zum Zerreissen des gleichen Stabes nothwendige Gewicht angiebt.

Zuverlässige Bestimmungen dieser Grössen liegen nun zur Zeit namentlich für die Membranen der Bast- und Collenchymzellen vor, die ja auch deshalb besonders von Wichtigkeit sind, weil diese Zellen, wie zuerst von SCHWENDENER (III) gezeigt wurde, als die specifisch mechanischen Zellen aufzufassen sind.

Für die Bastzellen wurde nun zuerst von SCHWENDENER (III, 9) die bemerkenswerthe Thatsache festgestellt, dass dieselben eine ganz bedeutende Tragfähigkeit besitzen und in dieser Beziehung selbst dem Schmiedeeisen nicht nachstehen; lag doch die Grösse des Tragmoduls der Bastzellmembranen durchschnittlich zwischen 15 und 20, während der des Schmiedeeisens 13—21 beträgt. Bei *Pincenectia* fand SCHWENDENER sogar einen Tragmodul von 25, der dem des gehämmerten Stahles gleichkommt.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen der Zellmembran und den Metallen

besteht aber darin, dass die erstere bei einer die Elasticitätsgrenze nur wenig überschreitenden Belastung zerrissen wird, während beim Eisen der Festigkeitsmodul den Tragmodul meist um mehr als das Doppelte übertrifft. Ferner ist die Membran der untersuchten Bastzellen auch durch eine bedeutend grössere Dehnbarkeit ausgezeichnet; dieselbe beträgt nach den Untersuchungen von Schwendener gewöhnlich ca. 1—1,5 % (bei *Secale cereale* zur Zeit der Fruchtreife 0,5 %), während die Dehnbarkeit des Schmiedeeisens 0,1 % nicht übersteigt.

Ganz entsprechende Resultate fand übrigens später auch Weinzierl (I, 411) bei der Untersuchung verschiedener Bastsorten; nur bei einigen weniger stark entwickelten Bastzellen beobachtete er eine beträchtlich grössere Dehnbarkeit von 4—6 %.

Ganz anders verhält sich nun aber nach den Untersuchungen von Ambronn (II) die Membran der Collenchymzellen, die namentlich den jugendlichen noch wachsenden Pflanzentheilen ihre Festigkeit verleiht. Diese besitzt zwar auch einen relativ hohen Festigkeitsmodul (8—14), wird aber bereits durch eine sehr geringe Belastung über die Elasticitätsgrenze hinaus ausgedehnt, so dass der Tragmodul kleiner als 3 gefunden wurde. Die Dehnbarkeit der Membran der typischen Collenchymzellen ist keine sehr grosse, sie beträgt nach Ambronn ungefähr 1,5 bis 2,5 %.

Im Anschluss an diese ausschliesslich an Phanerogamen angestellten Messungen mögen zunächst noch die von Firtsch (I, 88) an *Polytrichum* ausgeführten Bestimmungen hier Erwähnung finden: nach diesen besitzen namentlich die mechanischen Zellen der *Seta* nicht unbeträchtliche Festigkeit. Firtsch bestimmte den Festigkeitsmodul derselben zu 11,5 während derselbe im Stämmchen nur 7,5 betragen soll.

Was nun ferner die nicht specifisch mechanischen Zellen anlangt, so liegen über diese nur wenige zuverlässige Untersuchungen vor; immerhin lässt sich doch aus den Angaben von Weinzierl (I), Lucas (I), Haberlandt (III, 108) u. a. entnehmen, dass dieselben im Allgemeinen sowohl bezüglich ihrer Tragfähigkeit, als auch bezüglich der absoluten Festigkeit den Membranen der Stereomzellen wesentlich nachstehen und häufig eine bedeutend grössere Dehnbarkeit wie diese besitzen.

So hat zunächst Schwendener (IV, 850) einige parenchymatische Zellen des Markes und der Rinde in dieser Hinsicht untersucht und den Festigkeitsmodul zu 0,8—3,0 bestimmt bei einer Dehnbarkeit von 12—20 %. Eine noch etwas grössere Dehnbarkeit hat neuerdings Eichholz (I, 561) in den Fruchtklappen von *Impatiens* an der unter der äusseren Epidermis gelegenen Schwellschicht constatirt; er beobachtete, dass bei dieser allein durch den Turgor eine Ausdehnung von 25 % bewirkt wurde, womit aber wahrscheinlich die äusserste Grenze der Dehnbarkeit für diese Zellen noch nicht erreicht ist.

Eine ganz bedeutend grössere Dehnbarkeit war übrigens bereits früher von Pfeffer (IX, 106) an den Staubfäden von *Cynara Scolymus* nachgewiesen worden; dieselbe betrug hier sicher über 100 %. Aehnlich verhält sich nach Untersuchungen von Haberlandt (III, 106) der sogenannte Markstrang von *Usnea barbata;* der genannte Autor beobachtete bei diesem in einem Falle sogar eine Dehnbarkeit von 110 % bei einem Festigkeitsmodul von 1,7; bei einer Ausdehnung von 20 % war hier die Elasticitätsgrenze noch nicht überschritten.

Auf der anderen Seite scheinen nun übrigens auch solche Zellen, die sicher keine mechanische Bedeutung besitzen, in manchen Fällen trotzdem durch eine ganz beträchtliche Festigkeit ausgezeichnet zu sein; ob allerdings der Festigkeits-

modul bei diesen, wie dies von Haberlandt (III, 108) für die Samenhaare von *Asclepias* angegeben wird, bis auf 40,6 steigen kann, scheint mir noch der Bestätigung zu bedürfen.

Von Interesse wäre es nun noch zu erfahren, ob mit den chemischen Metamorphosen der Zellmembran bestimmte Aenderungen der mechanischen Eigenschaften Hand in Hand gehen. Nach den vorliegenden Untersuchungen scheint nun zunächst mit der Verholzung keineswegs eine besondere Erhöhung der Tragfähigkeit und Festigkeit verbunden zu sein, wie dies mehrfach behauptet wurde; denn mehrere der festesten Bastsorten geben die Reactionen der reinen Cellulose; auf der anderen Seite giebt es allerdings auch verholzte Bastarten mit hohem Tragmodul und Festigkeitsmodul.

Für die verkorkten Membranen wurde sodann von Schwendener (I, 40) nachgewiesen, dass dieselben in den meisten Fällen einen ziemlich bedeutenden Festigkeitsmodul (6—8) und eine relativ geringe Dehnbarkeit (ca. 2%) besitzen nur ausnahmsweise wurde eine höhere Dehnbarkeit gefunden, so z. B. bei dem Korke von *Prunus avium* eine solche von 10—12%.

Besonders beachtenswerth scheint mir jedoch in dieser Beziehung die von Pfeffer constatirte Thatsache, dass in den Staubfäden der *Cynareen* auch die verholzten Elemente des Gefässbündels und die Cuticula eine hohe Dehnbarkeit besitzen sollen.

Von Interesse ist nun ferner die Frage, in welchem Verhältnisse die mechanischen Eigenschaften der Zellmembran zu dem Wassergehalt derselben stehen. Die in dieser Beziehung angestellten Untersuchungen haben ergeben, dass die Dehnbarkeit mit dem Austrocknen der Membran abnimmt, die Tragfähigkeit und Festigkeit aber zunimmt. So fand zunächst Reinke (I, 30) bei einem feuchten Streifen von *Laminaria*-Laub den Festigkeitsmodul 1, während ein Streifen aus lufttrockenem Materiale den Festigkeitsmodul 10 besass; die Dehnbarkeit hatte mit der Quellung um das 60-fache abgenommen. Aehnliche Resultate erhielt Weinzierl (I, 411) auch bei den echten Bastzellen, wenn auch bei diesen, der geringeren Quellungsfähigkeit entsprechend, die Unterschiede bedeutend geringer ausfielen. Weinzierl beobachtete z. B. bei den Bastzellen von *Phormium tenax*, dass beim Austrocknen der Tragmodul von 20,33 auf 24,0 und der Festigkeitsmodul von 25,41 auf 27,0 wuchs, die Dehnbarkeit aber von 1,3% auf 1,13% sank.

Ebenso wie bei den nicht regulären Krystallen werden nun endlich die mechanischen Eigenschaften auch innerhalb ein und derselben Zellmembran mit der Richtung wechseln; leider ist jedoch bislang noch nicht gelungen directe Messungen in dieser Hinsicht anzustellen. Einerseits spricht jedoch die sogleich zu besprechende optische Anisotropie der Zellmembranen, sowie die ungleiche Quellungsfähigkeit derselben in den verschiedenen Richtungen auch für entsprechende Differenzen der mechanischen Eigenschaften, andererseits kann auch aus den Gestaltsveränderungen, die manche Zellen in Folge ihrer Turgescenz erfahren, auf eine ungleiche Dehnbarkeit in den verschiedenen Richtungen geschlossen werden (cf. Pfeffer IV, 12).

3. Optisches Verhalten der Zellmembran.

1. Unter den optischen Eigenschaften der Zellmembran dürfte zunächst das Brechungsvermögen derselben einiges Interesse bieten. Leider liegen jedoch über dieses genaue quantitative Bestimmungen zur Zeit nicht vor. Aus der ver-

schiedenen Schärfe, mit der sich die verschiedenen Membranen gegen Wasser, Glycerin und andere Einschlussflüssigkeiten abheben, lässt sich aber schon jetzt der Schluss ziehen, das der Brechungsindex der verschiedenen Zellwandungen sehr differirende Werthe besitzt und sich, wie dies ja auch nicht anders zu erwarten ist, bei den stark gequollenen Cellulosemodificationen von dem des Wassers nur wenig unterscheidet. Ebenso dürfte es nun ferner wohl sehr wahrscheinlich erscheinen, dass auch mit der Verholzung und Verkorkung der Zellmembran eine constante Aenderung des Brechungsindex verbunden sein möchte. Bei dem gänzlichen Mangel diesbezüglicher Untersuchungen lassen sich jedoch in dieser Hinsicht noch keine zuverlässigen Angaben machen.

Daraus, dass die meisten Zellmembranen bei der Einbettung in Canadabalsam ganz oder nahezu unsichtbar werden, folgt nun übrigens, dass die absolute Grösse des Brechungsindex der trockenen Zellmembranen im allgemeinen mit dem des Canadabalsams (ca. 1,54) ungefähr übereinstimmt.

2. Dem soeben besprochenen Gegenstande gegenüber verlangt nun das Verhalten der Zellmembran gegen das polarisirte Licht eine etwas eingehendere Besprechung, da über dieses bereits eine ganze Anzahl von Untersuchungen vorliegt, die auch schon einige interessante Aufschlüsse über den feineren Bau der Zellmembran geliefert haben, wenn auch gerade die interessantesten Fragen meist noch nicht mit genügender Sicherheit haben entschieden werden können.

Zunächst ist die Frage von Interesse, ob alle vegetabilischen Zellmembranen durch optische Anisotropie ausgezeichnet sind. Während nun diese Frage bereits von H. von Mohl im positiven Sinne entschieden wurde, giebt neuerdings N. J. C. Müller (I) an, dass alle jugendlichen Zellmembranen isotrop oder nur sehr schwach anisotrop sein sollten; nach Dippel (VI, 323) soll sogar das Cambium stets vollkommen isotrop sein. Demgegenüber konnte ich mich nun aber bei den Cambiumzellen von *Cytisus Laburnum* bei der Beobachtung mit einem Gypsplättchen Roth I. Ordnung mit voller Sicherheit davon überzeugen, dass sowohl durch die tangentialen als auch die radialen Wände eine Aenderung der durch das Gypsplättchen bewirkten Interferenzfarbe hervorgerufen wurde, und es scheint mir denn auch zweifelhaft, ob es überhaupt vollkommen isotrope Zellmembranen giebt. Immerhin steht aber soviel fest, dass die Anisotropie der jugendlichen Membranen stets eine äusserst schwache ist.

Ebenso wie die Letzteren verhalten sich nun ferner auch die stark quellungsfähigen Cellulosemodificationen, wie z. B. die Membranen der *Fucoideen* und die schleimartigen Oberhäute vieler Samen und Früchte. Doch ist auch bei diesen meist noch eine geringe Anisotropie zu constatiren; die schleimartige Oberfläche der Sporen von *Marsilia* zeigt sogar ganz beträchtliche Doppelbrechung, während allerdings an dem die Früchte erfüllenden Schleime keine Anisotropie nachzuweisen ist.

Was nun ferner die Orientirung der optischen Elasticitätsachsen innerhalb der verschiedenen anisotropen Membranen anlangt, so kann dieselbe am zweckmässigsten durch Vergleichung derselben mit einem durch Zug doppelbrechend gemachten Körper, wie Kautschuk oder Gelatine, bestimmt werden, und zwar soll im Folgenden, der Naegeli'schen Terminologie entsprechend (cf. Naegeli und Schwendener I, 313), angenommen werden, dass in diesen die grösste Achse des optischen Elasticitätsellipsoids der Zugrichtung parallel läuft. Durch eine solche Vergleichung, die leicht mit Hilfe eines Gypsplättchens ausgeführt werden kann,

lässt sich nun zunächst für jeden beliebigen Schnitt die Orientierung der wirksamen Elasticitätsellipse feststellen und aus der Bestimmung von mindestens 2 auf einander senkrecht stehenden Ellipsen ergiebt sich dann die Orientirung des optischen Elasticitätsellipsoids, das im Allgemeinen jedenfalls dreiachsig ist, so dass an demselben eine kleinste, mittlere und grösste Achse unterschieden werden kann.

Ich will jedoch an dieser Stelle bemerken, dass man mehrfach auch von der Vergleichung mit Krystallen ausgegangen ist und auch die Lage der Achsenebene und die Grösse des Axenwinkels zu bestimmen gesucht hat, obwohl diese Grössen wohl nur geringe theoretische Bedeutung haben. Unzureichend ist aber, wie dies schon von NAEGELI (VIII, 301) dargethan wurde, die von MOHL eingeführte Bezeichnungsweise von negativer und positiver Reaction; denn abgesehen davon, dass sie auf einer unrichtigen Vergleichung mit den Krystallen beruht, ist sie auch deshalb zu verwerfen, weil sie die grosse Mannigfaltigkeit, in der das optische Elasticitätsellipsoid in den verschiedenen Membranen orientirt sein kann, nicht auszudrücken gestattet.

Die Orientirung des optischen Elasticitäts-Ellipsoids innerhalb der vegetabilischen Membranen ist nun stets eine solche, dass die Achsen derselben mit morphologisch definirbaren Richtungen zusammenfallen; und zwar ist eine Achse stets genau radial gerichtet, so dass die beiden anderen in die Tangentialebene fallen, in der sie bald genau transversal und longitudinal, bald in schiefer Richtung verlaufen.

Was nun die relative Grösse der optischen Elasticitätsachsen anlangt, so ist zunächst beachtenswerth, dass bei der weitaus grössten Anzahl der Fälle die Radialachse die kleinste ist, so dass also ein Querschnitt durch eine Zelle über einem Gypsplättchen im Allgemeinen eine entgegengesetzte Farbenvertheilung in den verschiedenen Quadranten zeigen muss, wie die Stärkekörner.

Eine Ausnahme machen in dieser Hinsicht jedoch zunächst die meisten verkorkten Membranen, bei denen, ebenso wie bei den Stärkekörnern, die grösste Achse des optischen Elasticitäts-Ellipsoids in die Radialrichtung fällt; und zwar gilt dies sowohl von den verkorkten Wänden der Epidermiszellen, als auch von den Korkzellen; auch an den Membranen der Schutzscheide der Luftwurzeln von *Brosimum spurium* konnte ich ein gleiches Verhalten beobachten. Jedoch verhalten sich auch wieder nicht alle verkorkten Membranen gleichartig, so beobachtete STRASBURGER (I, 212) dass bei der Cuticula von *Viscum album* in den älteren Schichten wieder eine Umkehrung der auf dem Querschnitt wirksamen Elasticitätsellipse stattfindet. Aehnliches konnte ich an den Korkzellen einer *Dracaena* spec. und von *Cytisus Laburnum* beobachten. Nach DIPPEL (VI, 306) soll sogar durch einfache Behandlung der verkorkten Zellen mit Kalilauge eine Umkehrung der optischen Achsen bewirkt werden können.

Auf der anderen Seite ist nun übrigens auch bei einer Anzahl nicht verkorkter Membranen die Radialachse die grösste: so namentlich bei einer Anzahl von Algen, wie z. B. *Caulerpa* und *Bryopsis*.

Auch für *Vaucheria* wird dasselbe Verhalten von N. J. C. MÜLLER (I, 5) angegeben; eine daraufhin untersuchte nicht näher bestimmte Species dieser Gattung zeigte mir jedoch die normale Orientirung der optischen Achsen.

Bezüglich der beiden in die Tangentialebene fallenden Achsen ist ist nun zunächst hervorzuheben, dass in allen denjenigen Zellen, die bei irgend welcher Behandlung Streifung erkennen lassen, stets eine Achse diesen Streifensystemen parallel geht. Dasselbe gilt auch von den leistenförmigen Verdickungen der Zellmembran, und zwar verläuft bei diesen stets die längere der beiden tangentialen Achse den Verdickungsleisten parallel. Ferner fällt bei denjenigen Membranen, welche Tüpfel besitzen, die in irgend einer Richtung

in die Länge gestreckt sind, mögen dieselben nun oval oder spaltenförmig sein, stets ebenfalls die grössere der tangentialen Achsen mit dieser Richtung zusammen (cf. DIPPEL VI, 310, und A. ZIMMERMANN III).

Ausserdem können nun übrigens auch während des Wachsthums der Zellen an ein und derselben Membran die beiden in die Tangentialebene fallenden Achsen eine Umlagerung erfahren. Solche Fälle wurden namentlich neuerdings von N. J. C. MÜLLER (I) beobachtet; ich erwähne von denselben nur die Membranen von *Nitella,* bei denen die grössere der beiden tangentialen Achsen zunächst der Längsrichtung der Zellen parallel laufen, später aber senkrecht auf derselben stehen soll.

Sodann will ich nun gleich an dieser Stelle bemerken, dass auch eine Beziehung zwischen den optischen Elasticitätsachsen und der Quellungsrichtung der verschiedenen Membranen besteht und dass namentlich in den hygroskopischen Pflanzentheilen häufig ein ganz abweichender Verlauf der optischen Achsen beobachtet wird. So zeigt z. B. der untere Theil der einzelligen Samenhaare von *Epilobium* und *Asclepias,* der stark hygroskopisch ist und durch seine Krümmungen das Auseinanderspreizen der Samenhaare bewirkt, auf der einen Seite entgegengesetztes optisches Verhalten wie auf der anderen, und zwar ist hier die Orientirung der optischen Elasticitätsachsen eine solche, dass die kleinste Achse mit der Richtung der stärksten Quellung zusammenfällt. Ein gleiches optisches Verhalten konnte ausserdem auch bereits bei einer Anzahl anderer hygroskopischer Pflanzentheile beobachtet werden (cf. ZIMMERMANN II).

Schliesslich wollen wir nun noch auf die Frage eingehen, durch welche Ursache die optische Anisotropie der Zellmembran bewirkt wird, eine Frage, die bislang noch nicht endgiltig entschieden werden konnte. Während man jedoch bis vor kurzem, der von NÄGELI (VIII) aufgestellten Theorie entsprechend, fast allgemein annahm, dass die Micellen sich wie kleine Krystalle verhalten und selbst doppelbrechend sein sollten, hat neuerdings diejenige Theorie, welche den Grund der Anisotropie in die Anordnung der Micellen verlegt, bedeutend an Wahrscheinlichkeit gewonnen. NÄGELI stützte sich nämlich bei seiner Theorie namentlich auf die Beobachtung, dass die Zellmembranen durch Zug und Druck keine Aenderung ihrer optischen Eigenschaften erfahren sollten; demgegenüber haben nun aber die neueren Untersuchungen ergeben, dass diese optische Indifferenz gegen mechanische Eingriffe jedenfalls bei einer ganz beträchtlichen Anzahl thierischer und pflanzlicher Membranen nicht vorhanden ist, dass dieselben vielmehr durch Spannungen ganz gleichartige Aenderungen ihrer optischen Eigenschaften erleiden, wie die anorganischen Substanzen (cf. V. v. EBNER I und ZIMMERMANN IV). In manchen Fällen liess sich sogar durch Dehnung eine vollkommene Umkehrung der optischen Achsen bewirken.

Wenn wir nun aber auch annehmen, dass die Anisotropie der Zellmembran durch die gesetzmässige Anordnung der an sich isotropen Micellen hervorgebracht wird, so lässt sich die Ursache dieser gesetzmässigen Anordnung zur Zeit noch nicht mit Sicherheit angeben. Nur soviel kann schon jetzt als feststehend gelten, dass die Schichtenspannung und überhaupt solche Spannungen, die eine Gegenspannung voraussetzen, hier nicht in Betracht kommen können. Denn einerseits reagiren meist ganze Membrancomplexe gleichartig, andererseits ist auch eine sehr weit gehende Zerkleinerung der Membranen möglich, ohne dass die optischen Eigenschaften derselben eine Aenderung erführen.

Am wahrscheinlichsten scheint es mir dagegen nach den vorliegenden Unter-

suchungen, dass sich die Micellen in den vegetabilischen Membranen in einem gewissen labilen Gleichgewichtszustande befinden, der in diesen durch die beim Wachsthum der Membran vorhandenen Spannungen veranlasst wird, ähnlich wie ein halbflüssiger oder stark quellungsfähiger Körper, dadurch dass derselbe im gespannten Zustande, sei es durch Temperaturerniedrigung, sei es durch Wasserverlust, fest wird, eine dauernde Anisotropie erhalten kann (cf. N. J. C. Müller, II). Hierfür spricht auch die sogleich noch näher zu besprechende Contraction, die viele Membranen bei der starken Quellung in Säuren und Alkalien erfahren.

Ein tieferer Einblick in die Mechanik dieser Vorgänge kann nun allerdings erst gewonnen werden, wenn die Wachsthumsmechanik der Zellmembran genauer erforscht sein wird. Auf alle Fälle dürfte es aber jetzt schon als wahrscheinlich erscheinen, dass auch umgekehrt eine eingehendere Berücksichtigung der optischen Verhältnisse für die Erklärung der Wachsthumsvorgänge der Zellmembran von Bedeutung sein wird.

4. Quellungserscheinungen und osmotisches Verhalten der Zellmembran.

Wie bereits pag. 661 erwähnt wurde, bezeichnet man als Quellungscapacität einer Substanz das Verhältniss zwischen dem während des Quellungsmaximums innerhalb derselben enthaltenen Wasser zu der Trockensubstanz derselben. Diese Grösse ist nun für die verschiedenen Membranen eine sehr verschiedene; das eine Extrem bilden in dieser Hinsicht die schleimartigen Membranen, wie z. B. die von *Laminaria*, die nach Reinke (I, 9) dem Gewicht nach die dreifache Menge ihrer Trockensubstanz an Wasser aufzunehmen vermögen. Auf der anderen Seite sind dagegen die verkorkten Membranen einer nur ganz geringen Wasseraufnahme fähig. Dass dieselben aber auch nicht gänzlich wasserfrei sind, wurde von Peefeer (III, 49) in sehr einfacher Weise dadurch demonstrirt, dass er auf die spaltöffnungsfreie Oberseite von verschiedenen Blättern, angefeuchtete Krystalle von Kochsalz oder Zucker legte, die dann durch die Cuticula hindurch Wasser aus dem Blatte aufnahmen. In vielen Fällen wird allerdings durch Wachsüberzüge eine Benetzung der Cuticula ganz verhindert.

Genauere quantitative Bestimmungen der Wassercapacität der Zellmembranen liegen zur Zeit nur für die verholzten Membranen vor. Dieselben wurden zuerst von Sachs (VI, 307) bei *Pinus silvestris, Abies pectinata* nnd *Prunus domestica* vorgenommen. Nach diesen Untersuchungen vermögen nun die Membranen dieser Pflanzen im Mittel 48,2% ihres Trockengewichtes an Wasser aufzunehmen.

Nicht unbeträchtlich höhere Werthe hat jedoch später R. Hartig (I, 15 und 64) für die Membranen verschiedener Laubhölzer erhalten. So soll namentlich der Splint des Eichenholzes durch eine sehr hohe Wassercapacität ausgezeichnet sein und im vollständig gesättigten Zustande 92% seines Trockengewichtes an Wasser enthalten.

Ebenso wie das Wasser können nun aber auch verschiedene in diesem gelöste Stoffe in die Zellmembran eindringen. Dies lässt sich für die meisten Farbstoffe, die zum grössten Theile nicht nur die Membran selbst färben, sondern auch dieselbe durchwandern und eine Tinction der Inhaltsstoffe bewirken, mit Leichtigkeit demonstriren. Ebenso verhält sich nun die Zellmembran auch gegen verschiedene Salze, Säuren und organische Substanzen, und es ist zur Zeit von keinem in Wasser löslichen Stoff constatirt, dass er nicht in die Cellulosemembran einzudringen vermöchte. Es können sogar auch Stoffe, die wie die

ätherischen Oele in Wasser unlöslich sind, durch die Zellmembran hindurchtreten, wenn diese zuvor mit einem Lösungsmittel für die betreffenden Substanzen durchtränkt ist. So ist es ja bekannt, dass einerseits ätherische Oele, wie Nelkenöl oder Origanumöl, auch in vollständig geschlossene Zellen eindringen, wenn diese zuvor in Alkohol entwässert waren und dass andererseits auch durch die mit Nelkenöl durchtränkte Membran Canadabalsam hindurchzutreten vermag. Es verhalten sich nun übrigens in dieser Beziehung keineswegs alle Membranen gleichartig, vielmehr sind namentlich die verkorkten Wandungen durch grosse Impermeabilität ausgezeichnet. Man kann sich hiervon z. B. leicht überzeugen, wenn man unverletzte Blätter von *Elodea canadensis* nach der Fixirung durch Alkohol in eine beliebige Farbstofflösung einträgt; man wird dann stets finden, dass die Farbstofflösung ganz allmählich von der Schnittfläche aus vordringt. Es lässt sich in gleicher Weise auch leicht nachweisen, dass selbst die Stammspitze von einer relativ sehr schwer permeabelen Membran nach aussen abgeschlossen ist.

Zu bemerken ist nun ferner noch, dass verschiedene Stoffe, wie namentlich die meisten Säuren, die Alkalien, Chlorzink und Kaliumquecksilberjodid, eine zum Theil sehr bedeutende Vergrösserung der Quellungscapacität bewirken können. Die durch diese Verbindungen bewirkte starke Quellung kann sogar schliesslich bis zur vollständigen Lösung gesteigert werden, der aber stets eine Zerstörung der feineren Structur der betreffenden Membran vorausgeht.

Von Interesse ist in dieser Hinsicht auch, dass, wie durch von Höhnel (VI) zuerst nachgewiesen wurde, bei dieser starken Quellung häufig in gewissen Richtungen eine Contraction stattfindet; so ist bei den meisten in die Länge gestreckten Zellen bei der Quellung in concentrirter Schwefelsäure eine ziemlich beträchtliche Contraction in der Längsrichtung zu constatiren. Es ist diese Beobachtung um so interessanter, als die eintretende Contraction, wie bereits angedeutet wurde, ganz den Spannungen entspricht, welche man nach der optischen Reaction in denselben voraussetzen müsste, denn es reagiren dieselben in der That in ganz derselben Weise, wie ein in der Längsrichtung ausgedehnter Gelatinestreifen.

Endlich will ich von den Quellungserscheinungen an dieser Stelle nur noch hervorheben, dass bei den meisten Zellen die Wassereinlagerung ganz vorwiegend in der Radialrichtung geschieht, während sich in der Longitudinalrichtung derselben meist gar keine oder eine nur sehr geringe Quellung constatiren lässt. Sehr abweichend verhalten sich jedoch in dieser Beziehung die in den verschiedenen hygroskopischen Pflanzentheilen enthaltenen Zellenmembranen, die ich mit Rücksicht auf ihre grosse Mannigfaltigkeit im folgenden Kapitel gesondert besprechen werde.

Kapitel 3.

Die hygroskopischen Pflanzentheile.

Da wie wir im vorigen Kapitel sahen alle Zellmembranen quellungsfähig sind und folglich auch je nach dem Wassergehalt ein verschiedenes Volumen besitzen, müsste sich auch — vom rein theoretischen Standpunkte — jedes beliebige Membranstück zu einem Hygrometer oder Hygroskope verwenden lassen. Dennoch scheint es mir geboten, abweichend von dem Sprachgebrauch der Chemiker, die bekanntlich das Wort hygroskopisch ungefähr in dem gleichen Sinne wie

Wasser anziehend gebrauchen, eine Zellmembran oder einen Complex von Membranen nur dann als hygroskopisch zu bezeichnen, wenn bei diesem mit dem Wechsel des Wassergehaltes keine harmonische Verkleinerung oder Vergrösserung stattfindet, sondern sofort in die Augen fallende Gestaltsveränderungen, wie Krümmungen, Drehungen und dergl. eintreten.

Eine etwas eingehendere Besprechung dieser hygroskopischen Gebilde scheint mir um so mehr von Interesse, als diese meist eine für die Erhaltung und Fortpflanzung der Pflanze wichtige biologische Bedeutung besitzen und bisher noch keine umfassende Behandlung gefunden haben. Wir wollen nun zunächst die direct zu beobachtenden Gestaltsveränderungen und die biologische Bedeutung der wichtigsten hygroskopischen Gebilde besprechen und dann die mechanische Erklärung der verschiedenen Bewegungserscheinungen, soweit dieselbe bisher durch zuverlässige Untersuchungen gewonnen werden konnte, zu geben versuchen.

I. Was nun zunächst die vegetativen Organe der Kormophyten anlangt, so sind bei diesen hygroskopische Erscheinungen nur ganz ausnahmsweise anzutreffen. Das bekannteste Beispiel dieser Art bildet die *Anastatica hierochuntica,* die gewöhnlich fälschlich als »Rose von Jericho« bezeichnet wird. Bei dieser Pflanze neigen sich bekanntlich alle Seitenzweige, die im feuchten Zustande weit auseinander spreizen, beim Austrocknen derartig zusammen, dass die ganze oberirdische Pflanze jetzt zu einer Kugel zusammengeballt erscheint. Man hat deshalb auch früher meist angenommen, dass durch diese hygroskopische Zusammenballung das Fortrollen der Pflanze durch den Wind und somit auch die Verbreitung der Samen derselben beschleunigt werden möchte. Nach neueren Untersuchungen von VOLKENS (II, 84) findet aber eine Loslösung der ausgetrockneten Pflanzen aus dem Boden an den natürlichen Standorten derselben niemals statt, und es ist der hygroskopische Mechanismus nach seinen Ausführungen als ein Schutzmittel gegen die unzeitige Ausstreuung der Samen während der regenlosen Periode anzusehen, ähnlich wie bei der »wahren Jerichorose« *(Asteriscus pygmaeus)* durch die im trockenen Zustande derselben zusammengekrümmten Involucralblätter eine Ausstreuung der Samen während der trockenen Jahreszeit verhindert wird (VOLKENS II, 85).

Aehnlich wie *Anastatica hierochuntica* verhält sich nun auch *Selaginella lepidophylla;* doch findet bei dieser die Einkrümmung der Aeste auch an der lebenden Pflanze statt, so dass dieselbe wohl sicher als ein Schutzmittel gegen allzu starke Austrocknung anzusehen ist.

Die gleiche Function hat nun ferner auch der Einrollungsmechanismus, der an verschiedenen Steppengräsern zu beobachten ist und, wie von TSCHIRCH (III) gezeigt wurde, ebenfalls in den meisten Fällen durch einen Wechsel des Wassergehaltes hervorgebracht wird.

Aehnlich verhalten sich endlich auch die Blätter von *Polytrichum juniperinum,* die, wie von FIRTSCH (I, 93) nachgewiesen wurde, bei Wassermangel nicht nur charnierartig zusammenklappen, sondern auch durch eigenthümliche Krümmungen fest an den Stengel angepresst werden, von dem sie im feuchten Zustande wagrecht abstehen.

Viel häufiger sind nun aber ferner hygroskopische Mechanismen an den Fortpflanzungsorganen anzutreffen. So geschieht zunächst das Oeffnen der Antheren fast allgemein durch hygroskopische Spannungen; eine Ausnahme bilden in dieser Hinsicht nur die *Ericaceen,* bei denen das Freilegen der Pollen-

körner durch Löcher bewirkt wird, die durch Resorption bestimmter Gewebepartien enstehen (cf. SCHINZ I und LECLERC DU SABLON I). Offenbar wird durch diesen hygroskopischen Mechanismus das Ausstreuen der gegen Benetzung sehr empfindlichen Pollenkörner bei feuchtem Wetter verhindert.

Bei den reifen Früchten wird sodann ebenfalls zunächst das Oeffnen der Fruchtwandung und die Isolirung der reifen Samen von der Mutterpflanze in den meisten Fällen durch hygroskopische Spannungen bewirkt; und zwar geschieht dies meist in der Weise, dass mit dem Austrocknen die Lostrennung der Samen eintritt; von STEINBRINCK (III) wurde jedoch gezeigt, dass bei verschiedenen *Veronica* spec. und ganz allgemein bei *Mesembryanthemum* die Samen bei der Befruchtung frei gelegt werden. Dasselbe findet nach VOLKENS (II, 85) auch bei *Fagonia* und *Zygophyllum* statt.

Ausser den zur Isolirung der Samen dienenden hygroskopischen Spannungen findet man nun übrigens ferner an den reifen Früchten häufig auch noch zu anderen Zwecken hygroskopische Eigenschaften ausgebildet. So dient die Hygroskopicität zunächst bei den meisten mit Haaren bedeckten Samen und Früchten dazu, die Verbreitungsfähigkeit derselben durch den Wind zu befördern. Wie nämlich zuerst durch HILDEBRAND (II) nachgewiesen wurde, sind diese Haare dadurch ausgezeichnet, dass entweder ihr unterster Theil stark hygroskopisch ist oder doch mit einem derartig functionirenden hygroskopischen Gewebe in Verbindung steht, dass die Haare, die im feuchten Zustande eng aneinander liegen, beim Austrocknen nach allen Richtungen weit auseinanderspreizen, wodurch sie natürlich erst in den Stand gesetzt werden dem Winde eine genügende Angriffsfläche zu bieten. Zu den Gebilden der ersteren Art gehören z. B. die bereits erwähnten Samen-Haare von *Epilobium* und *Asclepias*, zu denen der letzteren die Früchte von *Leontodon taraxaum* und *Tragopogon pratense*.

In anderen Fällen werden ferner beim Austrocknen der betreffenden Früchte Spannungen erzeugt, die die Samen weit fortzuschleudern im Stande sind, und zwar zeigen die zu diesem Zwecke ausgebildeten Mechanismen auch in ihrer äusseren Erscheinung eine grosse Mannigfaltigkeit; ich erinnere in dieser Beziehung nur an die Kapseln von *Viola tricolor*, die Hülsen der *Papilionaceen* und die Früchte der *Geraniaceen*, muss aber bezüglich weiterer Details anf die einschlägige Litteratur verweisen (cf. HILDEBRAND I, STEINBRINCK I—V, EICHHOLZ I u. a.)

Das eigenthümlichste Verhalten zeigen aber endlich die Früchte von *Erodium* und verschiedenen *Gramineen (Avena sterilis, Stipa pennata* u. a.), die mit Hilfe ihrer geknieten und im unteren Theile tordirten Grannen sich bei abwechselnder Befeuchtung und Austrocknung spontan in den Erdboden hineinzubohren vermögen (cf. FR. DARWIN I u. ZIMMERMANN I, 36).

Von den *Pteridophyten* erwähne ich sodann die Elateren der *Equisetum* spec., die wohl, wie von DE BARY zuerst ausgesprochen wurde, dazu dienen, immer eine Anzahl von Sporen an einander zu ketten, damit die streng diöcischen Prothallien nicht in zu weiter Entfernung von einander zur Entwicklung gelangen.

Von den *Moosen* ist ferner bekannt, dass die Seta häufig hygroskopische Torsionen zeigt, wie z. B. bei *Funaria hygrometrica;* ob aber diese Torsionen eine biologische Bedeutung besitzen, lässt sich zur Zeit noch nicht angeben. Dahingegen spielt das hygroskopische Peristom der Mooskapseln jedenfalls bei dem Oeffnen derselben eine wichtige Rolle und schützt ausserdem, da es sich bei feuchter Witterung schliesst, die Sporen vor unzeitiger Benetzung.

Endlich besitzen nun aber auch für die Lostrennung und Ausstreuung

der Pilzsporen hygroskopische Spannungen eine grosse Bedeutung. Ich erwähne in dieser Beziehung nur, dass z. B. die Conidienträger der *Peronosporeen* sich beim Austrocknen ähnlich wie die Seta von *Funaria hygrometrica* um ihre Achse drehen sollen; doch geschieht diese Torsion mit solcher Energie, dass die reifen Sporen durch dieselbe weit fortgeschleudert wurden (cf. DE BARY I, 76). Sodann spielt auch bei vielen *Myxomyceten* die Hygroskopicität des Capillitiums bei der Isolirung der Sporen eine wichtige Rolle.

II. Bei der Besprechung der Mechanik der hygroskopischen Erscheinungen werde ich mich nur auf die an Früchten zu beobachtenden Mechanismen beschränken, da wir über diese namentlich in Folge der Untersuchungen von STEINBRINCK (I—V) und EICHHOLZ (I) am besten unterrichtet sind.[1])

Es verdient nun in dieser Beziehung zunächst hervorgehoben zu werden, dass in allen bisher beobachteten Fällen die Hygroscopicität ganz ausschliesslich auf der ungleichen Quellungsfähigkeit der betreffenden Membranen beruht und dass der Plasmakörper und der sonstige Inhalt der Zellen niemals bei dem Mechanismus mit betheiligt ist.

Von STEINBRINCK (I u. V) wurde ferner zuerst gezeigt, dass in sehr vielen Fällen die hygroskopischen Krümmungen dadurch hervorgebracht werden, dass in den betreffenden Organen eine Kreuzung der dynamisch wirksamen Zellen stattfindet. Es verlaufen dann stets diejenigen Zellen, die im ausgetrockneten Organ auf der concaven Seite liegen, senkrecht zur Krümmungsebene und wirken also durch ihre starke Contraction in der Querrichtung, die in Folge der Kreuzung mit der Längsrichtung der auf der convexen Seite gelegenen Zellen zusammenfällt.

Offenbar muss nun aber, wie neuerdings von EICHHOLZ (I, 550) hervorgehoben wurde, wenn beide Zellschichten vollständig gleichartig sind, durch die starke Quercontraction der zweiten Zellschicht eine Krümmung eintreten, die nach der entgegengetzten Seite gerichtet ist und deren Krümmungsebene auf der der ersteren senkrecht steht.

In manchen Fällen findet auch in der That eine solche doppelte Krümmung statt; namentlich dann, wenn die betreffenden Pflanzentheile im feuchten Zustande stark gewölbt sind, wie z. B. die meisten *Papilionaceen*-Hülsen; bei diesen werden durch die starke Quercontraction der Epidermiszellen die Hülsenklappen gerade gestreckt und durch die Quercontraction der senkrecht zu jener verlaufenden Hartschichtzellen die scheinbaren Torsionen der Hülsenklappen bewirkt (cf. ZIMMERMANN I, 25, und STEINBRINCK II).

In den meisten Fällen wird nun allerdings eine solche doppelte Krümmung dadurch vermieden, dass entweder die eine Zellschicht bedeutend grössere Festigkeit besitzt oder durch grössere Quercontraction ausgezeichnet ist (cf. EICHHOLZ I, 350). Diese ungleiche Quellungsfähigkeit geht in manchen Fällen auch mit chemischen Differenzen, namentlich ungleicher Verholzung, Hand in Hand; in verschiedenen Fällen lassen sich aber solche Differenzen nicht nachweisen, so dass auf dieselben wohl überhaupt kein grosses Gewicht zu legen ist.

Bei einer nicht unbeträchtlichen Anzahl von Pflanzen sind nun aber ferner hygroskopische Krümmungen zu beobachten, ohne dass eine Kreuzung der

---

[1]) Die umfangreiche Arbeit von LECLERC DU SABLON (II) über diesen Gegenstand enthält wenig Neues und viel Unrichtiges (cf. STEINBRINCK IV und EICHHOLZ I).

dynamisch wirksamen Zellen stattfände; so verlaufen z. B. in den Theilfruchtschnäbeln von *Geranium* alle dickwandigen Zellen, die, wie sich leicht zeigen lässt, allein bei dem hygroskopischen Mechanismus in Betracht kommen, der Längsrichtung des Schnabels parallel und müssen sich somit in dieser Richtung beim Austrocknen ungleich stark contrahiren. Eine genauere Untersuchung dieser Zellen hat denn auch zu dem Ergebniss geführt, dass mit dieser ungleichen Quellungsfähigkeit in der Längsrichtung anatomische Differenzen Hand in Hand gehen, dass bei den auf der Aussenseite des Theilfruchtschnabels gelegenen Zellen, die beim Austrocknen auf die concave Seite zu liegen kommen, die Tüpfel transversal gestellt sind, während dieselben in der anderen Hälfte des Theilfruchtschnabels entweder longitudinal oder in rechtsschiefen Spiralen verlaufen (cf. A. ZIMMERMANN I, 31). Es wurde nun aus diesen und einer Anzahl entsprechender Beobachtungen der Schluss gezogen, dass zwischen der Richtung der Tüpfel und der Quellungsfähigkeit eine derartige Beziehung bestehen möchte, dass stets senkrecht zur ersteren die stärkste Quellung stattfindet. Für die Richtigkeit dieses Satzes wurden später von EICHHOLZ (I) zahlreiche neue Belege erbracht. Dieser fand, dass ganz allgemein, wenn die dynamisch wirksamen Zellen einander parallel laufen, die stärker contractionsfähigen Zellen transversal gestellte Tüpfel besitzen, während die auf der convexen Seite liegenden Zellen sich in ihren Eigenschaften mehr den echten mechanischen Zellen nähern. EICHHOLZ unterscheidet deshalb auch zwischen specifisch dynamischen und dynamo-statischen Zellen; letztere bilden den Uebergang zu den gewöhnlichen Stereomzellen.

Die Beziehung zwischen der Tüpfelrichtung und der Quellungsfähigkeit gewinnt noch an Interesse, wenn man berücksichtigt, dass beide von der optischen Reaction der betreffenden Membranen abhängig sind, und es wird auch bei weiteren Untersuchungen über hygroskopische Mechanismen stets das optische Verhalten der betreffenden Membranen mit zu berücksichtigen sein. So hat dieselbe z. B. bei dem hygroskopischen Theile der Samenhaare von *Epilobium* und *Asclepias*, bei dem weder chemische Differenzen der verschiedenen Theile nachzuweisen sind, noch auch durch Tüpfelung oder Streifung auf eine ungleiche Molecularstructur geschlossen werden kann, in der That bereits zu dem Ergebniss geführt dass mit der ungleichen Quellungsfähigkeit auch entsprechende optische Differenzen verbunden sind (cf. ZIMMERMANN III).

Schliesslich will ich noch bemerken, dass bei einer allerdings nur geringen Anzahl von hygroskopischen Pflanzentheilen — so namentlich bei den geknieten Grannen von *Avena sterilis* und *Stipa pennata* eine echte Torsion zu beobachten ist. Eine genauere Untersuchung dieser Gebilde hat nun zu dem Ergebniss geführt, dass die Torsion derselben wenigstens zum Theil auf die Torsionskraft der mit spiralig verlaufenden Tüpfeln versehenen Zellen zurückzuführen ist. Diese Zellen, die bei den genannten beiden Arten den äusseren Theil der Granne einnehmen, zeigen nämlich auch im isolirten Zustande, ebenso wie die echten Bastzellen, beim Austrocknen und bei der starken Quellung in Säuren oder Alkalien ganz beträchtliche Drehungen, die auf eine ungleiche Quellungsfähigkeit und Festigkeit in den verschiedenen Richtungen zurückgeführt wurden (cf. ZIMMERMANN I, 14).

Kapitel 4.

Physikalische Eigenschaften des Plasmakörpers.

Unter den physikalischen Eigenschaften des Plasmakörpers verdient zunächst der Aggregatzustand desselben eingehende Besprechung.

In dieser Hinsicht mag nun zunächst hervorgehoben werden, dass es selbst bei manchen anorganischen Substanzen schwer ist, zwischen dem festen und dem flüssigen Aggregatzustande eine scharfe Grenze zu ziehen und dass auch bei diesen bereits ein intermediärer »weicher oder halbflüssiger« Aggregatzustand unterschieden wurde. Körper von dieser Beschaffenheit werden von PFAUNDLER (I, 253) »als Gemische aus festen Molekülen mit flüssigen, d. i. fortschreitenden Molekülen, welche mit den festen fortwährend ihre Stelle wechseln«, aufgefasst. Offenbar haben wir es nun aber bei den quellungsfähigen Körpern stets mit einem solchen Gemische zu thun, und es kann somit nicht auffallen, dass diese ebenfalls häufig einen halb flüssigen, halb festen Aggregatzustand besitzen.

Was nun speciell den Plasmakörper anlangt, so kann wohl soviel schon jetzt als sichergestellt gelten, dass die Grundmasse des Cytoplasmas eine flüssige oder zum mindesten nahezu flüssige Consistenz besitzt. Hierfür sprechen namentlich das schon von HOFMEISTER (I, 69) nachgewiesene Abrundungsbestreben isolirter Plasmakörper und die lebhaften Bewegungserscheinungen, die häufig innerhalb desselben beobachtet werden. Die letzteren scheinen selbst mit einer einigermaassen zähflüssigen Consistenz des Cytoplasmas nicht vereinbar.

Auf der anderen Seite bleibt nun allerdings die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass der Plasmakörper in manchen wasserarmen Zellen, so namentlich in denen der Samen, auch eine bedeutend festere Consistenz besitzt.

Ferner ist es natürlich auch sehr wohl möglich, dass in Zellen mit lebhafter Plasmaströmung der flüssigen Grundmasse des Plasmakörpers feste oder wenigstens nahezu feste Differenzirungen eingebettet sind. Was nun zunächst die in der Masse des Cytoplasmas beobachteten Differenzirungen anlangt, so fehlen uns in dieser Hinsicht alle sicheren Anhaltspunkte, ist es doch zur Zeit noch nicht einmal gelungen, die äussere Gestalt dieser Gebilde mit einiger Zuverlässigkeit klarzulegen (cf. pag. 506 und 568).

Ebenso ist es aber auch noch nicht möglich, über die verschiedenen plasmatischen Componenten des Zellkernes und der Chromatophoren eine einigermaassen sichere Entscheidung zu fällen, und ich will in dieser Hinsicht nur bemerken, dass von BERTHOLD (IV) neuerdings der Versuch gemacht wurde, unter der Annahme, dass der Plasmakörper sammt seinen plasmatischen Einschlüssen eine Emulsion von flüssiger Consistenz darstellt, die gesammten Bewegungserscheinungen und Metamorphosen des Plasmakörpers zu erklären.

Von besonderem Interesse ist nun noch die Frage, ob sich der Plasmakörper gegen heterogene Substanzen, also namentlich gegen die Zellmembran und den Zellsaft hin, durch eine Membran von festerer Consistenz abgrenzt. Offenbar kann zunächst aus der scharfen Abgrenzung, welche das Cytoplasma namentlich gegen den Zellsaft hin zeigt, nicht auf das Vorhandensein einer solchen Membran geschlossen werden, denn auch Flüssigkeiten, die sich nicht in jedem Verhältniss in einander lösen, wie z. B. Wasser und Aether, zeigen ebenfalls eine vollständig scharfe Abgrenzung gegen einander.

Ebenso ist bisher auch noch nicht gelungen, durch directe Beobachtung das Vorhandensein einer solchen Membran mit voller Sicherheit nachzuweisen. Denn wenn auch in manchen Fällen, sowohl nach der Zellmembran, als auch nach dem Zellsafte hin (über letztere cf. SCHMITZ III, 167 und VIII, 26) im Cytoplasma eine hyalinere und optisch dichtere Schicht beobachtet wurde, so folgt hieraus doch natürlich noch nicht, dass diese Schicht durch eine festere Membran gebildet werden müsste.

Dagegen hat nun namentlich PFEFFER (I, 121) aus dem osmotischen Verhalten des Plasmakörpers, auf das wir jetzt näher eingehen wollen, auf das Vorhandensein solcher Membranen geschlossen, die er als innere und äussere Plasmamembran bezeichnet.

Bezüglich des osmotischen Verhaltens des Plasmakörpers verdient nun zunächst hervorgehoben zu werden, dass derselbe im lebenden Zustande für viele Stoffe gänzlich impermeabel oder wenigstens sehr schwer permeabel ist, und zwar gilt dies auch für solche Substanzen, die von dem getödteten Plasma in grosser Menge aufgespeichert werden.

So wurde schon von NÄGELI (IX) constatirt, dass in Zellen mit gefärbtem Zellsaft der Plasmakörper stets vollkommen farblos ist, und dass ferner, wenn man durch Eintragen derselben in eine beliebige neutrale Salzlösung oder Glycerin den Plasmakörper zur Ablösung von der Zellmembran bringt, nur Wasser, nicht aber Farbstoff dem Zellsaft entzogen wird, so dass dieser im Verlauf des Prozesses immer dunkler gefärbt erscheint. Erst nach dem Absterben des Plasmakörpers verbreitet sich dann der Farbstoff über das ganze Präparat und bewirkt — wenigstens bei den Zellen aus dem Fruchtfleisch von *Ligustrum vulgare* — eine intensive Färbung des Zellkerns.

Ebenso konnte PFEFFER (I, 259), als er ein sorgfältig abgewaschenes Stück, das aus einer Zuckerrübe herausgeschnitten war, in reines Wasser brachte, in diesem auch nach 6 Stunden keine Spur von Zucker nachweisen.

Zu ähnlichen Resultaten gelangte endlich auch H. DE VRIES bei seinen alsbald noch näher zu besprechenden Untersuchungen, aus denen hervorgeht, dass der Plasmakörper der meisten Zellen, solange dieselben in ihrer Lebensfähigkeit noch vollständig ungeschädigt sind, für viele sonst leicht diosmirende Salze, wie Kalisalpeter, Kochsalz etc. ganz impermeabel oder wenigstens sehr schwer permeabel ist.

Auf der anderen Seite wurde nun aber auch nachgewiesen, dass gewisse Stoffe durch den Plasmakörper hindurchzutreten vermögen, ohne die Lebensfähigkeit desselben zu beeinträchtigen. So beobachtete zunächst PFEFFER (I, 140 und 157), dass bei den Staubfädenhaaren von *Tradescantia virginica*, die bekanntlich violetten Zellsaft besitzen, wenn man dieselben in ganz verdünnte Ammoniaklösung (1 Tropfen gewöhnlicher Lösung auf 15—30 Ccm. Wasser) bringt, dasselbe von dem Zellsaft aufgenommen wird, was sich aus der Blaufärbung des Zellsaftes ergiebt, ohne dass die Plasmaströmung sofort sistirt würde. Allmählich tritt dann allerdings eine Störung der Plasmaströmung ein, während dieselbe nach Entfernung des Ammoniaks durch Eintragen in reines Wasser alsbald wieder von neuem beginnt.

Neuerdiugs wurde nun aber von demselben Autor (cf. PFEFFER V) der interessante Nachweis geliefert, dass der lebensfähige Plasmakörper auch zahlreichen Anilinfarben, die, wenn sie in ganz verdünnten Lösungen angewandt werden, die Lebensfähigkeit der Zelle nicht beeinträchtigen, den Durchtritt gestattet. Es

lässt sich dieser Durchtritt übrigens nur dann mit Sicherheit nachweisen, wenn der aufgenommene Farbstoff innerhalb des Zellsaftes oder des Plasmakörpers eine derartige Metamorphose erfährt, dass die gebildete Substanz den Plasmakörper nicht zu durchwandern vermag; es muss dann offenbar eine Speicherung innerhalb der Zelle stattfinden, da durch die Verwandlung des Farbstoffes immer wieder das osmotische Gleichgewicht zwischen Zellsaft und Aussenflüssigkeit gestört wird und in Folge dessen immerfort neue Farbstoffmolekeln in die Zellen hineinströmen müssen, ohne dass von dem aus dem Farbstoffe hervorgegangenen Körper etwas aus der Zelle heraustreten könnte, da dieser ja den Plasmakörper nicht zu durchdringen im Stande ist. Der geschilderte Prozess lässt sich z. B. sehr schön an einem mit Gerbstoffkugeln versehenen *Mesocarpus*-Faden beobachten, der in eine sehr verdünnte Lösung von Methylenblau gelegt ist. Es bildet sich hier in den Gerbstoffkugeln eine ebenfalls blaugefärbte Verbindung des Gerbstoffes mit dem Methylenblau, die den Plasmakörper nicht zu durchwandern vermag. Da also die in die Gerbstoffkugeln gelangenden Farbstoffmolekeln in diesen sofort chemisch gebunden werden, so müssen sich fortwährend neue Farbstoffmolekeln auf osmotischem Wege in die Gerbstoffkugeln hineinbewegen, und man kann denn auch in der That beobachten, dass diese nach einigen Stunden selbst aus einer sehr verdünnten Lösung des Farbstoffes, die aber in ausreichender Menge zu Gebote stehen muss, soviel Farbstoff aufgespeichert haben, dass sie intensiv gefärbt erscheinen.

In anderen Fällen beobachtete PFEFFER, dass eine Speicherung des Farbstoffes dadurch hervorgebracht wurde, dass sich unlösliche Verbindungen im Zellsaft bildeten, die entweder in Form feiner Körnchen oder als wohlausgebildete Krystalle auftraten. Die ersteren bestehen nach PFEFFER (V, 234) aus einer Verbindung des Farbstoffes mit Eiweiss und Gerbstoff, für die letzteren ist der die Speicherung bewirkende Stoff, der nach den Untersuchungen von PFEFFER sicher kein Gerbstoff sein kann, noch nicht ermittelt.

Bei Anwendung anderer Farbstoffe, wie z. B. Bismarckbraun, Fuchsin, Gentianaviolett u. a. beobachtete PFEFFER auch im Plasmakörper eine Speicherung, doch fand dieselbe innerhalb der lebenden Zelle niemals im Zellkern oder den Chromatophoren statt; auch wurden im Cytoplasma stets nur ganz bestimmte Partien (Vacuolen, Mikrosomen oder dergl.) gefärbt.

Müssen wir nun aus den obigen Untersuchungen den Schluss ziehen, dass der Plasmakörper für eine grosse Anzahl von Stoffen nur sehr schwer permeabel oder auch ganz impermeabel ist, anderen aber leicht den Durchtritt gestattet, so frägt es sich nun weiter noch, ob wir dem gesammten Plasmakörper ein gleiches osmotisches Verhalten zuschreiben sollen. Wenn nun auch in dieser Hinsicht noch keine absolute Gewissheit erlangt werden konnte, so ist es doch aus verschiedenen Gründen sehr wahrscheinlich, dass durch die den Plasmakörper nach aussen und innen begrenzenden Plasmamembranen der durch denselben stattfindende osmotische Stoffaustausch geregelt wird. So wäre namentlich, wie von PFEFFER hervorgehoben wurde, eine schwere Permeabilität des Plasmakörpers mit dem Wasserreichthum und der lebhaften Beweglichkeit desselben schwer vereinbar.

Begreiflicherweise lässt sich nun aber über die näheren Eigenschaften dieser hypothetischen Plasmamembranen noch kein endgiltiges Urtheil fällen, und es muss zur Zeit auch noch fraglich erscheinen, ob in den Fällen, wo eine deutliche Gliederung des Cytoplasmas in Hyalo- und Polioplasma stattgefunden hat, wir dem

gesammten Hyaloplasma die Eigenschaften der Plasmamembran zuschreiben sollen, oder ob nur die äusserste Schicht desselben als solche anzusprechen ist.

Soviel kann aber schon jetzt als sichergestellt gelten, dass die Plasmamembranen nicht einfach in dieselbe Kategorie gehören können, wie die allein durch die abweichende Oberflächenspannung bewirkten Flüssigkeitshäutchen, die sich an der Oberfläche aller Flüssigkeiten bilden; denn wenn dieselben auch in vielen Fällen eine grössere Dichtigkeit besitzen als die Flüssigkeit im Innern, so würde doch das abweichende osmotische Verhalten der Plasmamembranen in dieser Weise keine genügende Erklärung finden. Dem gegenüber dürfte die von Pfeffer begründete Ansicht, nach der die Plasmamembranen gleiche Eigenschaften wie die bereits erwähnten Niederschlagsmembranen besitzen sollen, zur Zeit die grösste Wahrscheinlichkeit für sich haben.

In dieser Beziehung ist nun vor Allem zu berücksichtigen, dass auch künstlich isolirte Plasmapartien die Fähigkeit haben, sich bei der Berührung mit Wasser durch eine mit gleichen osmotischen Eigenschaften ausgestattete Membran gegen dieses abzuschliessen. Man kann dies z. B. leicht beobachten, wenn man Zellen von *Vaucheria* oder *Nitella* im Wasser mit einer Scheere durchschneidet. Man wird dann jedoch finden, dass die entstandenen Plasmabläschen sich durch den allzu starken osmotischen Druck in ihrem Innern alsbald allzusehr ausdehnen und zerplatzen, und es ist desshalb rathsamer, diese Operation in einer mässig concentrirten Zuckerlösung (etwa 2 bis 4%) vorzunehmen, in der Pfeffer die abgerundeten Plasmakugeln sich tagelang im lebensfähigen Zustande erhalten sah. Hat man nun ferner der Zuckerlösung noch einen indifferenten Farbstoff, etwa Eosin oder Methylenblau, zugesetzt, so kann man constatiren, dass diese künstlichen Plasmamembranen für diese Farbstoffe undurchlässig sind, denn sowohl die im Innern enthaltene Flüssigkeit als auch das umgebende Plasma erscheinen vollkommen farblos. Ebenso deutet die Contraction der Plasmabläschen in concentrirteren Lösungen und ihre Ausdehnung in verdünnteren auf ein gleiches osmotisches Verhalten der künstlichen Plasmamembranen mit denen der lebenden Zelle hin.

Da nun diese Membranen, wie Pfeffer (I) zuerst nachgewiesen hat, auch in destillirtem und luftfreiem Wasser zur Ausbildung kommen, so können wir die Bildung der Plasmamembranen allein auf die Berührung des lebenden Plasmas mit Wasser schieben. Es ist nun auch in der That sehr wohl denkbar, dass lediglich durch Wasserzutritt eine Niederschlagsmembran entsteht; es ist dies z. B., wie Traube gezeigt hat, der Fall, wenn man eine Lösung von gerbsaurem Leim in concentrirter Gerbsäure mit Wasser in Berührung bringt, weil eben der gerbsaure Leim in verdünnter Gerbsäurelösung sehr viel weniger löslich ist, als in concentrirter. Wir können nun sehr wohl annehmen, dass auch auf das Cytoplasma das Wasser eine ähnliche Wirkung ausübt und durch Entziehung eines Lösungsmittels die Bildung der Plasmamembran veranlasst. Einer stärkeren Verdickung der Plasmamembran kann dann offenbar vorgebeugt werden, wenn dieselben für das hypothetische Lösungsmittel undurchlässig ist, ebenso wie in dem oben angeführten Falle die Niederschlagsmembran aus gerbsaurem Leim für die Gerbsäure impermeabel ist.

Auf der andern Seite ist nun allerdings auch wohl die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die Plasmamembran, wie dies neuerdings von Pfeffer (V, 320) ebenfalls als möglich hingestellt wird, einfach durch Verdichtung aus der wasserreichen Masse des Cytoplasma entsteht.

Das hauptsächlichste Hinderniss für eine genauere Untersuchung der mechanischen Eigenschaften der Plasmamembranen bildet wohl der Umstand, dass dieselben in der lebenden Zelle sowohl, wie in den künstlich isolirten Plasmabläschen, solange diese noch nicht unter schädlichen Einflüssen gelitten haben,

stets mit Material in Berührung stehen, das zur Vergrösserung derselben dienen kann und dass dieselben mithin, auch wenn sie nur eine geringe Dehnbarkeit besitzen sollten, jeder Dehnung ähnlich wie ein zähflüssiger Körper folgen können, indem eben das bei der geringsten Dehnung eintretende Intussusceptionswachsthum ein Zerreissen verhindert.

Immerhin machen es einige Beobachtungen von PFEFFER (I, 137) wahrscheinlich, dass die Plasmamembranen die Eigenschaften eines festen oder zum mindesten sehr zähflüssigen Körpers besitzen und durch geringe Dehnbarkeit ausgezeichnet sind. Der genannte Autor beobachtete nämlich, dass die künstlichen Plasmamembranen, wenn sie durch Zusatz geringer Säuremengen oder durch mehrere Tage langen Aufenthalt in Zuckerlösung ihre Wachsthumsfähigkeit verloren haben, nach dem Uebertragen in eine weniger conc. Lösung alsbald in derselben Weise zerreissen, wie feste Membranen, und zwar trat dies Zerreissen auch ein, wenn eine 20 proc. Zuckerlösung nur um $\frac{1}{40}$ verdünnt wurde. Ferner liess sich bei Anwendung gefärbter Lösungen sogar das Eindringen derselben von einer Stelle (der Rissstelle) aus, beobachten. Es verdient dieser Umstand um so mehr Beachtung, als das Verhalten dieser Plasmamembranen gegen Farbstoffe, die auch in diesem Stadium im Allgemeinen nicht aufgenommen werden, zeigt, dass das osmotische Verhalten sich in denselben noch nicht erheblich geändert hat. Immerhin können diese Beobachtungen aber keinen unzweifelhaften Schluss auf die Consistenz der Plasmamembran der lebenden Zellen gestatten.

Schliesslich bleibt nun noch die Frage zu erörtern, ob sich die innere und äussere Plasmamembran vollkommen gleich verhalten, eine Frage, die PFEFFER noch unentschieden lassen musste, während DE VRIES (I) neuerdings eine Anzahl von Beobachtungen mitgetheilt hat, aus denen unzweifelhaft hervorgeht, dass die innere Plasmamembran gegen schädliche Einflüsse, wie namentlich die längere Einwirkung verschiedener Salze und eine allmähliche Erhöhung der Temperatur, eine bedeutend grössere Resistenzfähigkeit besitzt, als die äussere Plasmamembran und das übrige Cytoplasma, und dass jene in ihrem osmotischen Verhalten noch vollkommen ungeändert sein kann, wenn bereits der gesammte übrige Theil des Plasmakörpers, Zellkern und Chromatophoren mit eingerechnet, getödtet ist.

Es lässt sich dies am besten durch Eintragen von *Spirogyra* in eine 10 proc. Kalisalpeterlösung demonstriren, der etwas Eosin zugesetzt ist: durch diese conc. Lösung wird der gesammte Plasmakörper bis auf die Vacuolenwandung in den meisten Fällen sofort getödtet, was sich aus der Rothfärbung desselben, die namentlich an dem Zellkern und den Chromatophoren deutlich sichtbar ist, ergiebt. Dahingegen bleibt die Vacuolenwandung farblos und auch impermeabel für Eosin, so dass selbst nach mehreren Tagen der Zellsaft noch vollkommen ungefärbt erscheint.

Ebenso ist nun die in dieser Weise isolirte Vacuolenwand selbst für die durch andere Membranen verhältnissmässig leicht diosmirenden neutralen Salze, wie z. B. Kalisalpeter, zunächst vollkommen undurchlässig und wird erst nach tagelangem Verweilen in den betreffenden Lösungen allmählich permeabel für dieselben. Schneller tritt jedoch diese Permeabilität ein, wenn der betreffenden Lösung ganz geringe Mengen von Säuren oder anderen in stärkerer Concentration auf die Lebensfähigkeit der Zelle schädlich wirkenden Stoffen zugesetzt werden. Die Vacuolenwand bleibt aber nach Einwirkung dieser Substanzen zu-

nächst noch impermeabel für die meisten Farbstoffe, lässt jedoch auch diese bei längerer Einwirkung der betreffenden Stoffe ganz allmählich hindurchtreten.

Der Umstand, dass diese Aenderungen in dem Verhalten der Vacuolenwandung ganz langsam eintreten, beweist unzweifelhaft, dass nicht etwa durch Bildung von Rissen die Durchlässigkeitsverhältnisse derselben verändert werden und dass wir es hier wirklich noch mit osmotischen Erscheinungen zu thun haben.

Von Interesse ist ferner noch, dass die isolirte Vacuolenwand auch dann, wenn sie schon an Permeabilität zugenommen hat, stets noch eine vollkommen glatte Oberfläche behält und bei Schwankungen in der Concentration der umgebenden Flüssigkeit sich in entsprechender Weise auszudehnen und zusammenzuziehen vermag. Daraus, dass die Vacuolenwand auch im contrahirten Zustande vollkommen gespannt erscheint und niemals eine Faltenbildung an derselben beobachtet wird, folgert nun de Vries, dass wir es bei derselben stets mit einer gespannten Membran zu thun haben, die sich, wenn die Concentration der Aussenflüssigkeit erhöht wird, elastisch zusammenzieht. Demgegenüber wies jedoch Pfeffer (X) darauf hin, dass nach dieser Annahme z. B. bei dem Anschneiden einer *Nitella*-Zelle die Wandung der grossen inneren Vacuole sich sofort elastisch zusammenziehen müsste, was aber in Wirklichkeit nicht erfolgt. Allerdings lässt sich nun auf der anderen Seite über die von Pfeffer (I, 144) bereits früher gegebene Erklärung, die eine minimale Spannung der Plasmamembran und eine Lösung der nach innen gelegenen Membranelemente bei der geringsten Verdickung derselben voraussetzt, bei dem gänzlichen Mangel irgendwelcher auf beweiskräftigen Beobachtungen beruhender Anhaltspunkte zur Zeit noch kein Urtheil fällen.

Schliesslich will ich jedoch noch besonders hervorheben, dass wenn auch das gleiche osmotische Verhalten der von de Vries isolirten Vacuolenwandungen mit dem des unveränderten Plasmakörpers dafür spricht, dass wir es bei jener nicht mit einem pathologischen Kunstprodukt zu thun haben, dennoch zwingende Beweise gegen die letztere Annahme zur Zeit nicht erbracht werden können. Noch weniger scheint mir aber durch die Untersuchungen von de Vries und Wendt (cf. pag. 607) ein unzweifelhafter Beweis dafür geliefert zu sein, dass die dem Zellsaft zugekehrte Plasmamembran, die von de Vries als Tonoplast (von τόνος Spannung, Turgor) bezeichnet wird, in der That eine gleiche Selbständigkeit besitzt, wie der Zellkern und die Chromatophoren und, wie diese, ausschliesslich durch Wachsthum und Theilung, niemals aber durch Neubildung vermehrt wird. Auch die im folgenden Kapitel zu besprechenden Aggregationserscheinungen können nicht als Beweis für eine solche Annahme gelten.

Kapitel 5.
Die Aggregation.

Die Aggregation wurde in den Drüsenhaaren von *Drosera rotundifolia* und einigen anderen insectivoren Pflanzen, bei denen sie in Folge chemischer und mechanischer Reize auftritt, von Ch. Darwin entdeckt. Aber erst durch H. de Vries (IV), der dieselbe an den Drüsenhaaren von *Drosera rotundifolia*, bei denen die Aggregation am besten nach einer Fütterung mit geringen Eiweissmengen, Blattläusen oder dergl. zu beobachten ist, eingehend untersuchte, wurde

eine richtige Deutung der bei der Aggregation zu beobachtenden Erscheinungen angebahnt.

Dieselbe beginnt nun nach den Untersuchungen des letztgenannten Autors damit, dass in den gereizten Zellen, in denen sich zuvor der Plasmakörper ganz oder wenigstens fast ganz in Ruhe befand, lebhafte Plasmaströmungen eintreten und gleichzeitig eine wiederholte Theilung der grossen centralen Vacuole stattfindet. Diese kann auf diese Weise schliesslich in eine ganz beträchtliche Anzahl kleiner Vacuolen zerklüftet werden, die durch die an Lebhaftigkeit immer mehr zunehmenden Plasmaströmungen mit ziemlicher Schnelligkeit in der Zelle herumgeführt werden und häufig auch wieder mit einander verschmelzen können. Ausserdem findet nun aber im weiteren Verlauf der Aggregation auch eine starke Contraction der Vacuolen statt, die namentlich dann, wenn dieselben lebhaft rothgefärbt sind, gut zu beobachten ist. Es bleibt nämlich bei dieser Contraction stets der gesammte Farbstoff in den Vacuolen zurück. Dasselbe gilt nach den Untersuchungen von de Vries auch von der in den Vacuolen enthaltenen Gerbsäure und von dem alsbald noch näher zu besprechenden Proteïnstoffe.

Es lässt sich zur Zeit noch nicht entscheiden, ob die Contraction der Vacuolen nur auf einer Wasserabgabe beruht oder ob gleichzeitig mit derselben ein Austritt von Stoffen, die vorher im Zellsaft gelöst waren, stattfindet. Immerhin ist das letztere wahrscheinlicher, da nach de Vries bei den Zellen der gereizten und ungereizten Drüsenhaare, die Plasmolyse ungefähr in gleich concentrirten Lösungen (2—3% NO_3K) beginnt. Da jedoch bei der Ungenauigkeit der angewandten Methode kleine Turgorschwankungen nicht ausgeschlossen sind, bleibt doch auch die Annahme möglich, dass nur eine Ausscheidung von Wasser aus den Vacuolen stattfindet, es muss dann allerdings, da natürlich innerhalb und ausserhalb der Vacuolenwand osmotisches Gleichgewicht bestehen muss, in dem Plasmakörper durch chemische Umsetzungen eine Vermehrung der wasserziehenden Kraft stattgefunden haben.

Jedenfalls scheint mir aber die Annahme von de Vries, dass bei der Aggregation eine Isolirung der Vacuolenwand von der übrigen Masse des Plasmakörpers stattfinden soll, nicht durch seine Beobachtungen bewiesen zu sein; vielmehr dürfte die Auffassung von Pfeffer (V, 323 Anm.), nach der bei der Aggregation einfach eine Quellung des Plasmakörpers stattfindet, um so mehr berechtigt erscheinen, als von dem zuletzt genannten Autor auch Strömungen zwischen dem wandständigen Plasma und der Vacuolenwand und längs der letzteren beobachtet wurden.

Schliesslich will ich noch eine Erscheinung erwähnen, die ebenfalls an den Zellen der Drüsenhaare von *Drosera* zu beobachten ist, die aber, wie von de Vries zuerst klar dargelegt wurde, mit dieser in keiner direkten Beziehung steht. Es sind dies die eigenartigen Fällungen, die namentlich durch Ammonsalze in diesen Zellen hervorgerufen werden. Dieselben treten zuerst in Form sehr kleiner Kügelchen auf, verschmelzen aber allmählich zu grösseren Körnchen, die auch den gesammten Farbstoff in sich aufnehmen und festen Aggregatzustand besitzen, wie aus der Bildung der Risse hervorgeht, die, wenn mit dem Deckglas ein Druck auf dieselben ausgeübt wird, an ihnen auftreten.

Es bestehen diese Kugeln, die übrigens von Ch. Darwin (I) auch innerhalb vieler nicht reizbarer Organe auf Zusatz von Ammoniumcarbonat beobachtet wurden, jedenfalls hauptsächlich aus Proteïnstoffen und Gerbstoffen. Sie sind, wie von Pfeffer (V, 239) gezeigt wurde, identisch mit den körnigen Fällungen,

die bei verschiedenen Pflanzen nach dem Eintragen derselben in eine verdünnte Lösung von Methylenblau beobachtet werden (cf. pag. 687).

Dass dieser Niederschlag mit der Aggregation direkt nicht zusammenhängt, geht übrigens auch daraus hervor, dass derselbe unterbleibt, wenn der Reiz auf die Drüsenhaare durch Eiweiss oder durch sehr verdünnte Lösungen von Ammoniumcarbonat ausgeübt wird.

Kapitel 6.

Mechanik der Zelle.

Nachdem wir bereits das osmotische Verhalten der Zellmembran und des Cytoplasmas kennen gelernt haben, ist es nun leicht, einen Einblick in die Mechanik der Pflanzenzelle zu gewinnen. Es leuchtet sofort ein, dass zwischen dieser und dem von Pfeffer zu seinen osmotischen Untersuchungen benutzten Apparate eine grosse Uebereinstimmung besteht; und zwar entspricht dem Thoncylinder des Pfeffer'schen Apparates in der Pflanzenzelle die Cellulosemembran, da beide bei grosser Festigkeit durch leichte Permeabilität ausgezeichnet sind. Ferner wird die Niederschlagsmembran des Pfeffer'schen Apparates in der Zelle durch den Plasmakörper, resp. die beiden denselben begrenzenden Plasmamembranen, die, wie jene, allein für die Stoffaufnahme und Stoffabgabe ausschlaggebend sind, repräsentirt. Endlich wirkt sowohl der Inhalt des Pfeffer'schen Apparates wie der in der Zelle enthaltene Zellsaft wesentlich durch seine wasseranziehende Kraft.

Da nun die Zellmembran, wie wir sahen, grosse Spannungen ohne Zerreissung auszuhalten vermag, und auf der anderen Seite die Plasmamembran vielen Stoffen gegenüber durch grosse Impermeabilität ausgezeichnet ist, so leuchtet es ein, dass, wenn im Zellsaft Stoffe von hoher osmotischer Wirksamkeit enthalten sind, auch ein hoher hydrostatischer Druck innerhalb der Zellen zu Stande kommen kann. So ist denn auch in der That in den meisten — vielleicht in allen lebenden Pflanzenzellen, wenn dieselben mit genügenden Wassermengen in Berührung stehen — ein den Atmosphärendruck mehr oder weniger übersteigender hydrostatischer Druck vorhanden, der bei den verschiedensten Lebenserscheinungen der Pflanzen eine Rolle spielt und allgemein als Turgor bezeichnet wird.

Da nun die Grösse der Turgorkraft — die Impermeabilität der Plasmamembran für die in Frage kommenden Stoffe vorausgesetzt — lediglich von der wasseranziehenden Kraft des Zellsaftes abhängt, so muss man den Turgor offenbar vollkommen aufheben können, wenn man eine beliebige Zelle in eine Flüssigkeit einträgt, die eine gleich grosse Anziehung auf das Wasser ausübt, wie der in jener enthaltene Zellsaft. In diesem Falle ist dann also die Spannung der Membran vollkommen verschwunden, und der Plasmakörper liegt dieser nur noch lose an. Wird dann aber die Concentration der Aussenflüssigkeit noch mehr gesteigert, so muss sich offenbar der Plasmakörper von der Zellmembran loslösen, und er kann sich sogar innerhalb derselben bei genügender Concentration der umgebenden Lösung vollkommen zur Kugel abrunden oder auch bei langgestreckten Zellen in mehrere kugelförmige Körper zerfallen.

Man kann nun eine solche Aufhebung des Turgors, die auf Vorschlag von H. de Vries gewöhnlich als Plasmolyse bezeichnet wird, durch die verschiedenartigsten unschädlichen wasseranziehenden Flüssigkeiten bewirken, am

besten eignen sich aber nach de Vries dazu die Lösungen neutraler Alkalisalze wie Salpeter, Chlornatrium u. dergl. Werden diese Substanzen nachher wieder ausgewaschen, so legt sich der Plasmakörper der Zellmembran wieder vollständig an, und es wird auch durch die Plasmolyse, wenn sie nicht zu plötzlich eintritt und nicht zu concentrirte Salze angewendet werden, die Lebensfähigkeit der betreffenden Zellen nicht beeinträchtigt.

Abweichend verhält sich dagegen die durch concentrirtere Salze bewirkte Plasmolyse, bei der, wie bereits pag. 689 erwähnt wurde, alle Theile des Plasmakörpers mit Ausnahme der Vacuolenwand sofort getödtet werden. Diese Erscheinung wird von de Vries als anormale Plasmolyse bezeichnet.

1. Analyse der Turgorkraft.

Um den Antheil, den die verschiedenen im Zellsafte gelösten Stoffe an der Hervorbringung der Gesammtturgorkraft haben, genau bestimmen oder mit anderen Worten eine »Analyse der Turgorkraft« ausführen zu können, wurde von H. de Vries (II) eine Reihe von werthvollen Untersuchungen angestellt, auf die wir jetzt etwas näher eingehen wollen.

Zuvor mag jedoch noch einmal hervorgehoben werden, dass, wie bereits pag. 669 nachgewiesen wurde, für nicht diosmirende Verbindungen die Grösse der bei genügendem Wasservorrath erreichbaren Maximaldruckhöhe von den Eigenschaften der osmotisch wirksamen Membran, namentlich dem Filtrationswiderstand derselben, unabhängig ist, und somit auch direkt als Maass für die wasseranziehende Kraft der betreffenden Substanzen verwendet werden kann.

Da nun der Plasmakörper, so lange er noch vollständig unversehrt ist, für die meisten Substanzen vollständig impermeabel ist, so können die pflanzlichen Zellen offenbar sehr gut zur Bestimmung dieser Grösse verwandt werden, und es hat denn auch de Vries nach zwei verschiedenen Methoden relativ sehr genaue Bestimmungen dieser Art ausführen können.

Die erstere derselben, die »plasmolytische Methode«, beruht darauf, dass dann, wenn der Plasmakörper eben anfängt sich von der Membran zurückzuziehen, die wasseranziehende Kraft des Zellsaftes und der Aussenflüssigkeit offenbar nahezu gleich gross sein muss, dass mithin nach der pag. 670 erwähnten Terminologie die beiden Flüssigkeiten isotonische Concentrationen besitzen müssen. Dasselbe gilt ferner auch für zwei verschiedene Salzlösungen, wenn sie bei gleichartigen Zellen in gleicher Weise den Beginn der Plasmolyse bewirken, dieselben müssen dann offenbar ebenfalls unter einander isotonisch sein. In dieser Weise können also alle diejenigen Substanzen, die nicht verändernd auf das osmotische Verhalten des Plasmakörpers einwirken, mit einander verglichen werden.

Die zweite der von de Vries angewandten Methoden, die »Methode der Gewebespannung«, gründet sich darauf, dass bei lebhaft wachsenden Sprossgipfeln in Folge der starken Turgorkraft der Markzellen die nach aussen zu liegenden mechanischen Zellen sich in stark gedehntem Zustande befinden, so dass bei der Spaltung eines solchen Sprossgipfels, die einzelnen Streifen sich krümmen und mehr oder weniger uhrfederartig aufrollen. Es leuchtet ein, dass diese Krümmungen um so stärker sein müssen, je stärker die Turgorkraft der Markzellen ist, dass dieselben auf der anderen Seite um so mehr abnehmen müssen, je mehr man den hydrostatischen Druck durch Eintragen in Salzlösungen vermindert. Es wurde nun auch in diesem Falle für verschiedene Substanzen diejenige Concentration bestimmt, bei der eine Abnahme dieser Krümmungen gerade anfing. Offenbar mussten die hierzu nöthigen Lösungen unter einander ebenfalls isotonische Concentrationen besitzen. Im Allgemeinen ist diese Methode übrigens mit viel grösseren Fehlerquellen behaftet.

Sämmtliche zu untersuchende Stoffe wurden nun zunächst in ihrer osmotischen Wirkung mit dem Kalisalpeter verglichen und es wurde für jede derselben die isotonische Salpeterlösung, »der Salpeterwerth«, bestimmt.

Um nun aber in dieser Hinsicht zu einfacheren Beziehungen zu gelangen, ist es ferner nothwendig, die Concentration der verschiedenen Lösungen nicht in Procenten auszudrücken, sondern nach der relativen Anzahl der in gleichen Volumen der Lösung enthaltenen Molekeln des betreffenden Stoffes. Dies kann am einfachsten in der Weise geschehen, dass man angiebt, wie oft in einem Liter der betreffenden Lösung das Moleculargewicht der verschiedenen Substanzen in Grammen enthalten ist.

Bei einer derartigen Bezeichnungsweise der Concentration ergiebt sich nun, dass Lösungen chemisch verwandter Körper, wie z. B. alle Alkalisalze mit einem Atom Alkali in der Molekel, bei gleichen Concentrationen auch gleiche oder nahezu gleiche wasseranziehende Kraft besitzen, und dass die wasseranziehenden Kräfte chemisch verschiedener Substanzen, wie z. B. die der Salze der Alkalien und der Erdalkalimetalle, zu einander in einem Verhältniss stehen, dass sich jedenfalls nahezu durch kleine ganze Zahlen ausdrücken lässt. de Vries bezeichnet nun als isotonischen Coëfficienten einer Substanz diejenige Zahl, welche die Grösse der wasseranziehenden Kraft derselben angiebt, verglichen mit derjenigen einer gleich concentrirten Lösung von Salpeter, dessen isotonischen Coëfficienten er aber, um lauter ganze Zahlen zu erhalten, gleich 3 setzte. Wenn somit z. B. Rohrzucker den isotonischen Coëfficienten 2 hat, so besagt dies, dass eine Lösung von Rohrzucker eine $\frac{2}{3}$ mal so grosse wasseranziehende Kraft besitzt, wie eine gleich concentrirte Salpeterlösung und folglich eine Zuckerlösung $\frac{3}{2}$ mal so concentrirt sein muss, als eine Lösung von Salpeter, um eine gleiche osmotische Leistung, wie diese, hervorzubringen.

de Vries unterscheidet nun 6 verschiedene Gruppen von Verbindungen, die unter sich gleiche isotonische Coëfficienten besitzen.

	Isot. Coëffic.
1. Organische metallfreie Verbindungen und freie Säuren	2
2. Salze der Erdalkalien mit je einer Atomgruppe der Säure in der Molekel	2
3. Salze der Erdalkalien mit je zwei Atomgruppen der Säure in der Molekel	4
4. Salze der Alkalimetalle mit je 1 Atom Alkali in der Molekel . . .	3
5. „ „ „ „ „ 2 „ „ „ „ „ . . .	4
6. „ „ „ „ „ 3 „ „ „ „ „ . . .	5

Es hat offenbar nach dieser Tabelle jede Säure und jedes Metall in allen Verbindungen denselben partiellen isotonischen Coëfficienten und es ist der isotonische Coëfficient eines Salzes der Summe der partiellen Coëfficienten der constituirenden Bestandtheile gleich; und zwar sind die partiellen isotonischen Coëfficienten für

1 Atomgruppe einer Säure	2,
1 Atom eines Alkalimetalles	1,
1 Atom eines Erdalkalimetalles	0.

Es lässt sich nun übrigens zur Zeit noch nicht mit genügender Sicherheit entscheiden, ob die zu ganzen Zahlen abgerundeten isotonischen Coëfficienten wirklich als die richtigen zu betrachten sind; in einigen Fällen ergeben doch auch die Untersuchungen von de Vries nicht unbeträchtliche Abweichungen von diesen Werthen, wie aus der folgenden Tabelle, in der die von de Vries nach der plasmolytischen und nach der Gewebespannungs-Methode ermittelten isotonischen Coëfficienten, wie sie sich direkt als Mittelwerthe aus den Versuchen ergaben, zusammengestellt sind, wobei jedoch zu berücksichtigen ist, dass die nach der plasmolytischen Methode gewonnenen Resultate grössere Genauigkeit beanspruchen

können. Die Substanzen sind in dieser Tabelle nach den oben erwähnten Gruppen geordnet. Um schliesslich auch aus der nach Procenten angegebenen Concentration der Lösungen der verschiedenen Substanzen ein Urtheil über deren osmotische Wirksamkeit zu erleichtern, sind in der dritten Columne die von DE VRIES (II, 537) berechneten Salpeterwerthe der 1 % Lösungen der verschiedenen Substanzen angegeben.

Gruppe.		Isot. Coëff. n. d. Plasmolyt. Meth.	Isot. Coëff. n. d. Gewebesp.-Meth.	Salpeterwerth der 1 % Lösung.
IV.	Salpetersaures Kalium	— 3	—	0,099
I.	Invertzucker	1,88	1,84	0,037
„	Rohrzucker	1,88	1,84	0,0195
„	Aepfelsäure	1,98	—	0,050
„	Weinsäure	2,02	—	0,044
„	Citronensäure	2,02	—	0,035
II.	Aepfelsaures Magnesium	1,88	1,63	0,043
„	Schwefelsaures Magnesium	1,96	1,78	0,056
III.	Citronensaures Magnesium	3,88	3,53	0,030
„	Chlormagnesium	4,33	—	0,140
„	Chlorcalcium	4,33	—	0,120
IV.	Salpetersaures Natrium	3,0	—	0,118
„	Chlorkalium	3,0	2,84	0,134
„	Chlornatrium	—	3,05	0,171
„	Chlorammonium	3,0	—	0,187
„	Essigsaures Kalium	3,0	—	0,102
„	Zweifachsaures citronensaures Kalium	3,05	—	0,077
V.	Oxalsaures Kalium	—	3,93	0,080
„	Schwefelsaures Kalium	3,9	3,92	0,077
„	Einfachsaures phosphorsaures Kalium	—	3,96	0,077
„	Weinsaures Kalium	—	3,99	0,059
„	Aepfelsaures Kalium	—	4,11	0,063
„	Einfachsaures citronensaures Kalium	4,08	—	0,050
VI.	Citronensaures Kalium	5,01	4,74	0,054

Sollte sich nun auch vielleicht in Zukunft bei noch weiterer Vervollkommnung der Untersuchungsmethoden herausstellen, dass die isotonischen Coëfficienten in Wirklichkeit keine ganze Zahlen sind und dass keine ganz so einfachen Beziehungen zwischen der chemischen Zusammensetzung und der wasseranziehenden Kraft bestehen, so steht doch schon jetzt fest, dass die zu ganzen Zahlen abgerundeten isotonischen Coëfficienten eine für die meisten physiologischen Fragen vollkommen ausreichende Genauigkeit besitzen und namentlich mit grossem Vortheil bei der Analyse der Turgorkraft benutzt werden können.

In dieser Hinsicht wurde nun ebenfalls durch die Untersuchungen von H. DE VRIES (II, 538) constatirt, dass in den wachsenden Organen der Phanerogamen stets organische Säuren und deren Salze einen ganz wesentlichen Antheil an der Hervorbringung der Turgorkraft haben und gewöhnlich ungefähr die Hälfte derselben liefern. Dahingegen ist der Gehalt an Glycose in den verschiedenen untersuchten Pflanzentheilen ein sehr wechselnder. Bald ist dieselbe nur in minimaler Menge vorhanden, wie z. B. in den Blättern von *Solanum tuberosum,* in denen nach DE VRIES nur 4,9 % der Gesammtturgorkraft auf Glycose zurückzuführen sein soll, bald ist sie in ganz ansehnlicher Menge vorhanden, so dass sie über 20 % der Turgorkraft hervorbringt; in den Blattstielen von *Heracleum sphondylium* soll die Glycose sogar 50 % und in

den Blumenblättern von *Rosa* 80% der Gesammtturgorkraft liefern. Anorganische Salze spielen dagegen bei der Turgorkraft meist nur eine sehr untergeordnete Rolle; nur ausnahmsweise, wie z. bei den Salz- und Schuttpflanzen, ist auf Natriumchlorid oder Salpeter ein beträchtlicher Theil der Turgorkraft zurückzuführen.

2. Die absolute Grösse der Turgorkraft.

Die ersten genaueren Bestimmungen über die absolute Grösse der Turgorkraft rühren von Pfeffer (IX, und XI, 3) her, der an verschiedenen reizbaren Organen mit Hilfe eines Hebeldynamometers diesbezügliche Messungen vornahm. Der genannte Autor fand den höchsten Werth für die Expansionskraft in den Bewegungsgelenken von *Phaseolus vulgaris*, bei denen nach seinen Berechnungen in den auf der convexen Seite gelegenen Zellen ein Ueberdruck von 5 Atmosphären und wohl mindestens eine Turgorkraft von 7 Atmosphären vorhanden sein muss.

An jungen wachsenden Blüthenstengeln verschiedener Pflanzen wurden sodann von H. de Vries (III, 118) einige diesbezügliche Bestimmungen in der Art ausgeführt, dass dasjenige Gewicht bestimmt wurde, welches erforderlich war, um die zuvor plasmolysirten Sprosse auf diejenige Länge auszudehnen, die sie im turgescenten Zustande besassen. de Vries fand, dass hierzu eine Spannkraft von 3—6½ Atmosphären nothwendig war. Nach derselben Methode an Blattstielen von *Phoeniculum officinale* ausgeführte Untersuchungen von Ambronn (II, 59) ergaben sogar eine Turgorkraft von 9—12 Atmosphären.

In abweichender Weise wurde sodann von Westermaier (II, 378) die Grösse der Turgorkraft an den mit relativ schwach concentrirtem Zellsaft versehenen Zellen des Hypoderms von *Peperomia*-Blättern bestimmt. Der genannte Autor verfuhr zu diesem Zwecke in der Weise, dass er für Scheiben von bestimmtem Querschnitt die zum Beginn des Collapsus der Zellen nothwendige Belastung festzustellen suchte. Offenbar muss in diesem Momente die durch die Belastung hervorgebrachte Spannung der zuvor durch den Turgor bewirkten Spannung gleich geworden sein. Westermaier fand auf diese Weise, dass auch in diesen Zellen die immerhin nicht unbeträchtliche Turgorkraft von 3—4 Atmosphären vorhanden ist.

Schliesslich kann nun aber auch aus der Concentration des Zellsaftes, resp. dem Salpeterwerthe desselben, auf die absolute Grösse der in den betreffenden Zellen herrschenden Turgorkraft geschlossen werden; nur ist es natürlich zu diesem Zwecke nothwendig, die absolute Grösse der wasseranziehenden Kraft irgend einer bestimmten Lösung zu kennen. Durch Vergleichung der direkt bestimmten Druckkräfte mit den Salpeterwerthen des in den betreffenden Zellen enthaltenen Zellsaftes fand nun de Vries (II, 527), dass eine Lösung von 0,1 Aeq. Salpeter, die ungefähr gleiche Concentration besitzt, wie eine 1% Lösung, annähernd einen Druck von 3 Atmosphären hervorzubringen im Stande ist. Aehnliche Resultate berechnete de Vries übrigens auch aus den von Pfeffer mit den Niederschlagsmembranen von Ferrocyankupfer angestellten Versuchen.

Mögen nun aber immerhin die Versuchsfehler bei diesen Bestimmungen noch mindestens ½—1 Atmosphäre betragen, so steht doch soviel schon jetzt fest, dass mit Hilfe der isotonischen Coëfficienten wenigstens eine annähernde Bestimmung der absoluten Grösse der Turgorkraft relativ leicht ausgeführt werden kann. So wurde denn auch bereits von Wieler (I, 77) eine solche Bestimmung

an den Zellen des Cambiums ausgeführt, in denen noch weit grössere Druckkräfte zur Wirkung kommen müssen, als in den bisher besprochenen Fällen. WIELER berechnete nämlich aus seinen Versuchen die Turgorkraft in den Jungholzzellen von *Pinus silvestris* zu 13—16, in denen von *Populus nigra* zu 14 bis 15 Atmosphären; eine noch grössere Turgorkraft konnte aber in den Markstrahlzellen nachgewiesen werden: dieselbe betrug bei *Pinus silvestris* 13—21, bei *Populus nigra* 16—21 und bei *Picea excelsa* 13—15 Atmosphären. Diese hohen Werthe für die Turgorkraft der Cambiumzellen stehen übrigens im Einklange mit älteren Bestimmungen von KRABBE (II), durch welche in direkter Weise nachgewiesen wurde, dass im Cambium selbst bei einem äusseren Drucke von über 15 Atmosphären noch Wachsthum stattfindet.

Ich will jedoch noch hervorheben, dass bei den Versuchen von WIELER als Vergleichsflüssigkeit Glycerin angewandt wurde, dessen isotonischer Coëfficient empirisch noch nicht bestimmt wurde und nur der DE VRIES'schen Hypothese entsprechend gleich 2 angenommen wurde, ein Werth, der ja immerhin grosse Wahrscheinlichkeit für sich hat, aber doch noch der experimentellen Bestätigung bedarf.

Besondere Beachtung verdienen schliesslich einige Bestimmungen, die HILBURG (I) nach der soeben beschriebenen Methode unter Anwendung von Salpeterlösung an den Bewegungsgelenken der Bohnenblätter ausgeführt hat. Auffallender Weise konnte HILBURG bei den nyctitropischen Bewegungen derselben keine Turgorschwankungen constatiren, so dass mit Rücksicht auf die bereits erwähnten Messungen von PFEFFER nur die Annahme möglich bleibt, dass der Reizzustand mit dem Zerschneiden der Gelenke aufgehoben wird. Dahingegen hat nun HILBURG in den geotropisch oder heliotropisch gekrümmten Gelenken in der angegebenen Weise Turgorschwankungen constatiren können, die sich auf ca. 3 Atmosphären belaufen müssen, da der Unterschied in der Concentration der zur Plasmolyse nothwendigen Salpeterlösungen sich auf ca. 1$\frac{0}{0}$ belief. Die Gesammtturgorkraft beträgt übrigens in diesen Bewegungsgelenken nach den Untersuchungen von HILBURG ungefähr 10—12 Atmosphären.

3. Turgor und Wachsthum.

Es wurde bereits pag. 647 und 651 darauf hingewiesen, dass zwischen dem Wachsthum und der Turgorkraft jedenfalls eine direkte Beziehung besteht und dass, abgesehen von dem Wachsthum der Pollenschläuche, kein Fall mit Sicherheit nachgewiesen ist, in dem ein Wachsthum der Zelle ohne Mitwirkung des Turgors stattfände. Auf der andern Seite sahen wir aber auch, dass es zum mindesten höchst unwahrscheinlich ist, dass das Flächenwachsthum der Zellmembran einfach eine direkte Folge der Turgorspannung sei, dass vielmehr ganz wahrscheinlich die durch den Turgor bewirkte Dehnung nur das Intussusceptionswachsthum der Zellmembran erleichtert. Wir wollen nun in diesem Kapitel noch kurz auf die näheren Beziehungen zwischen der Turgorkraft und dem Wachsthum eingehen.

In dieser Hinsicht verdienen zunächst die an verschiedenen Blüthenstielen angestellten Untersuchungen von DE VRIES (III, 90) besonders hervorgehoben zu werden, aus denen hervorgeht, dass bei diesen das Wachsthumsmaximum mit dem Maximum der durch den Turgor ausgeübten Dehnung, die in einfacher Weise durch die bei der Plasmolyse eintretende Verkürzung gemessen werden kann, wenigstens nahezu zusammenfällt. Es wurden bei diesen Versuchen auf die betreffenden Blüthenstiele Tuschstriche, die 20 Millim. von einander entfernt

waren, aufgetragen und dann zunächst nach einiger Zeit das Längenwachsthum der einzelnen Längszonen bestimmt; dann wurden die Blüthenstiele durch Einlegen in Salzlösung plasmolysirt und darauf wieder die Länge der Partialzonen gemessen. Zur Demonstration dieser Verhältnisse mag die folgende Tabelle, die der Arbeit von DE VRIES (III, 96) entnommen ist, dienen. Dieselbe bezieht sich auf einen Blüthenstiel von *Butomus umbellatus* und zwar sind die einzelnen Zonen vom Gipfel aus numerirt.

Zone.	Partialzuwachs nach 12 stünd. Wachsthum.	Verkürzung nach der Plasmolyse.
I	5,4	2,4
II	5,8	2,2
III	3,8	1,9
IV	1,3	1,3
V	0,4	0,7
VI	0,0	0,3
VII	0,0	0,3
VIII	0,0	0,1

Ich will jedoch an dieser Stelle bemerken, dass von KRABBE (I, 69) gegen die Beweiskraft dieser Versuche Bedenken erhoben wurden, weil DE VRIES die benutzten Blüthenstiele, um denselben die grösstmögliche Turgescenz zu geben, sofort nach der Calibrirung ganz unter Wasser tauchte und somit bei der Bestimmung der Wachsthumsgrösse auch die durch die Erhöhung des Turgors bewirkte Ausdehnung mitmessen musste. Wie nun aber ein Blick auf die obige Tabelle lehrt, kann doch über die Lage des Wachsthumsmaximums in diesem Falle kein Zweifel sein, da ja die Wachsthumsverlängerung die gesammte Turgorausdehnung bei weitem übertrifft.

Offenbar kann die ungleiche Turgorausdehnung in wachsenden Pflanzentheilen entweder die Folge ungleicher Dehnbarkeit oder ungleicher Turgorstärke sein. Aus einigen Versuchen von DE VRIES (III, 114), bei denen plasmolysirte Sprosse künstlich gedehnt wurden, folgt jedoch, dass in der That das Maximum der Dehnbarkeit ungefähr mit dem Maximum der Turgorausdehnung zusammenfällt; später wurde auch von demselben Autor durch Bestimmung der isotonischen Concentration des Zellsaftes der direkte Nachweis geliefert, dass die Turgorkraft in wachsenden Blüthenstielen nahezu in allen Theilen gleich gross ist (cf. DE VRIES II, 557).

Noch deutlicher als in dem bisher betrachteten Falle geht nun übrigens der Einfluss der Turgorkraft auf die Grösse des Wachsthums aus einigen weiteren Versuchen von DE VRIES (III, 56) hervor, bei denen durch Salzlösungen von verschiedener Concentration die Turgorkraft vermindert wurde; es zeigt sich bei diesen ganz entsprechend und sogar nahezu proportional der Zunahme der Concentration eine Abnahme des Wachsthums.

Demgegenüber folgert nun aber KRABBE (I, 70) aus seinen Untersuchungen über die Gefässbildung, dass hier nothwendig actives Wachsthum der Zellmembran stattfinden muss. Leider sind jedoch die hier in Frage kommenden Verhältnisse so complicirt und machen so viele zumeist rein hypothetische Annahmen nothwendig, dass es mir zur Zeit noch nicht möglich erscheint, in dieser Hinsicht ein sicheres Urtheil zu fällen; besonders scheint mir aber die Möglichlichkeit, dass die Membranen der jungen Splintzellen eine verschiedene Dehnbarkeit besitzen, keineswegs ausgeschlossen, *a priori* wohl ebenso wahrscheinlich, wie die KRABBE'sche Annahme, nach der diese Membranen ein ungleiches actives Wachsthum zeigen sollen. Die in dieser Hinsicht zur Zeit vorliegenden Beob-

achtungen dürften aber wohl kaum nach irgend einer Richtung hin volle Beweiskraft besitzen.

4. Die Orientirung der Membranen in den Zellgeweben.

Während man sich bis vor wenigen Jahren fast allgemein damit begnügte, bei der Untersuchung von Vegetationspunkten, Embryonen und anderen meristematischen Gewebekörpern die Richtung und Entwicklungsfolge der verschiedenen Wände genau festzustellen und namentlich die für manche Fälle auch jetzt noch nicht endgiltig gelöste Frage zu entscheiden suchte, ob das Wachsthum des Stengels und der Wurzel von einer, resp. wenigen Scheitelzellen beherrscht wird oder nicht, ist es das unzweifelhafte Verdienst von J. v. SACHS (VII und VIII), zuerst den Versuch gemacht zu haben, einfache geometrische Beziehungen zwischen den Wandrichtungen unter sich und dem Umfange des betreffenden Organes festzustellen.

Er fand dieselben darin, dass die neu angelegten Wände sich stets senkrecht auf die bereits vorhandenen zu stellen bestrebt sind, und suchte die allgemeine Giltigkeit des von ihm aufgestellten Principes der rechtwinkligen Schneidung darzuthun.

Es geht nun auch aus den Deductionen von SACHS in der That hervor, dass in der grossen Mehrzahl von meristematischen Geweben die neu angelegten Membranen stets eine diesem Prinzip entsprechende Richtung zeigen und theils der Oberfläche des ganzen Organes parallel laufen (perikline Wände), theils senkrecht auf ihr stehen (antikline Wände), und es hat auch jedenfalls durch Einführung der obigen Begriffe die Ausdrucksweise bei der Beschreibung meristematischer Zellkörper bedeutend an Einfachheit gewonnen.

Dennoch lässt sich aber auf der anderen Seite nicht in Abrede stellen und wurde namentlich von KIENITZ-GERLOFF (I) und BERTHOLD (IV, Kapitel VII) nachgewiesen, dass in einer ganz beträchtlichen Anzahl von Fällen die Anordnung der Membranen dem Principe der rechtwinkligen Schneidung nicht entspricht, und wenn auch bei einigen derselben eine mechanische Erklärung der Abweichungen möglich ist, so lassen doch viele Ausnahmefälle von dem SACHS'schen Principe der rechtwinkligen Schneidung eine solche Erklärung nicht zu, und es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass für die rechtwinklige Schneidung selbst eine mechanische Erklärung weder von SACHS noch von irgend einem anderen Autor bisher versucht wurde.

Dahingegen haben nun neuerdings fast gleichzeitig und ganz unabhängig von einander zwei Autoren, BERTHOLD (IV, 129) und ERRERA (I), eine streng mechanische Erklärung für die Anordnung der Membranen in pflanzlichen Zellgeweben zu geben versucht. Die genannten Autoren führen dieselbe auf die gleichen Molekularkräfte, welche die Gestaltung der Flüssigkeitslamellen im Seifenschaum etc. bedingen, zurück. Es lässt sich denn auch in der That nicht leugnen, dass zwischen dem Membrangerüst meristematischer Zellgewebe und einem beliebigen Schaumgewebe grosse Aehnlichkeit besteht, und es wurde auch von den genannten Autoren gezeigt, dass die Orientirung der Zellwände in den ersteren ganz den physikalischen Gesetzen entspricht, die namentlich von PLATEAU für die Anordnung von Flüssigkeitslamellen festgestellt wurden.

Aber selbst wenn sich auch durch fortgesetzte Untersuchungen eine vollkommene Uebereinstimmung zwischen den beiden genannten Membrannetzen herausstellen sollte, so scheint es mir doch nicht gestattet, beide auf dieselben

Molekularkräfte zurückzuführen; denn die Ebene, in der zunächst die Bildung der Membran stattfindet, ist doch bei den höheren Gewächsen allgemein schon durch die Richtung der karyokinetischen Theilungsfigur des Kernes vorgezeichnet; ferner dürfte aber auch die Membran, zum mindesten sehr bald nach ihrer Entstehung, eine viel zu feste Consistenz besitzen, als dass die die Gestaltung der Flüssigkeitshäutchen bedingenden Oberflächenspannungen auf dieselbe eine erhebliche Wirkung auszuüben vermöchten. Es dürften überhaupt die bei dem späteren Wachsthum der Zellen eintretenden Membranverschiebungen sicher ausschliesslich auf den Druck der Turgorkraft und vielleicht noch auf ein actives Wachsthumsbestreben der Cellulosemembran zurückzuführen sein. Es scheint mir übrigens in dieser Hinsicht namentlich beachtenswerth, dass ja auch die Turgorkräfte, ebenso wie die Oberflächenspannungen an den Flüssigkeitslamellen, im Allgemeinen bestrebt sein werden, die Membranen auf ein möglichst geringes Flächenmaass zu reduciren, und es scheint mir schon jetzt sehr wahrscheinlich, dass gerade diesem Umstande die von BERTHOLD und ERRERA nachgewiesene Aehnlichkeit zwischen den pflanzlichen Zellgeweben und den aus Flüssigkeitslamellen bestehenden Schaumgeweben zuzuschreiben ist. Ueber die volle Berechtigung dieser Anschauung werden allerdings nur von exact mechanischen Gesichtspunkten geleitete Untersuchungen entscheiden können.

Es lag ursprünglich im Plane meiner Arbeit, in einem weiteren Kapitel eine ausführliche Beschreibung der gesammten innerhalb der Zelle beobachteten Bewegungserscheinungen zu geben. Da jedoch die diesbezügliche Literatur mit Ausnahme der allerneusten in PFEFFER's Pflanzenphysiologie (Bd. II, Kapitel VIII), bereits eine ausführliche Behandlung und kritische Sichtung erfahren hat, scheint mir dies zur Zeit überflüssig, und ich will mich auch an dieser Stelle damit begnügen, auf das obengenannte Werk und auf die inzwischen erschienene in dieser Hinsicht höchst beachtenswerthe Arbeit von BERTHOLD (IV) zu verweisen, deren eingehendes Studium für jeden, der sich jetzt mit dem genannten Gegenstande beschäftigen will, doch unentbehrlich ist, wenn auch der darin enthaltene Versuch, die Bewegungserscheinungen innerhalb der Zelle in exact mechanischer Weise zu erklären, noch nicht genügend durchgebildet erscheint, um an dieser Stelle bereits in einem kurzen Referate wiedergegeben werden zu können.

Verzeichniss der Holzschnitte zu Bd. III, 1.

Abies pectinata 275.
Acer Pseudoplatanus 247.
Adiantum Capillus 159, 363.
Ailanthus glandulosa 311.
Alisma Plantago 168.
Allium Schoenoprasum 219.
Andreaea petrophila 183.
Anemone stellata 288.
Aneura multifida 191.
Angelica sylvestris 325.
Angiopteris evecta 354.
Angiopteris pruinosa 425.
Antherenquerschnitte 398.
Antheridien und Spermatozoïden, homospore 423.
Anthriscus sylvestris 224.
Ascococcus Billrothii COHN 90.
Bacterien im Microspectrum des Chlorophylls 37.
Bacterien, Sporenbildung 18.
Bacterium Anthracis COHN 62.
Bacterium cyanogenum 55.
Bacterium Merismopedioïdes ZOPF 6, 56.
Bacterium subtile 57.
Bacterium tumescens ZOPF 66.
Bacterium Ulna COHN 65.
Balanophora dioïca 369.
Balanophora involucrata 369.
Beggiatoa 11.
Beggiatoa alba 77, 78.
Botrychium Lunaria 111.
Callitriche verna 279.
Callitris quadrivalvis 161.
Capsella bursa pastoris 166, 345, 349.
Ceratopteris thalictroides 385.
Ceratozamia longifolia 401.
Chamaerops macrocarpa 221.
Chara 418, 421.
Cistus populifolius 282, 315.
Cladothrix 7.
Cladothrix dichotoma 8, 84.
Cladothrix dichotoma, Zoogloeenbildung 23.
Clostridium butyricum 69.
Clostridium Polymyxa 71.
Clostridium Polymyxa, Zoogloeenbildung 20.
Cobaea scandens 431.
Coriaria myrtifolia 311.
Crenothrix Kühniana ZOPF 10, 73.
Cuscuta Epilinum 373.
Daucus Carota, Umbildung des Fruchtknotens 119.
Diagramme der Staubblattstellung bei einigen Rosaceen 305.
Dicraea algaeformis 356.
Doronicum Pardalianches 242.
Entwicklung der Haare 338.
Epiphyllum truncatum 283, 324.
Equisetum, Entwicklung d. Wurzel 346.
Equisetum Telmateja 139, 209, 212.
Erodium cicutarium 318, 330.
Eryngium maritimum 325.
Essigpilz 52.
Fegatella conica 148.
Fontinalis antipyretica 199, 211.
Fritillaria imperialis 329.
Fruchtknotenbildung von Ranunculus 310.
Fuchsia, missbildete Staubgefässe 116.
Funaria hygrometrica 158.
Funkia ovata 163.
Froschlaichpilz 50.
Galium uliginosum 231.
Garidella nigellastrum 314.
Geum urbanum 309.
Glyceria spectabilis 217.
Glycerinaethylbacterie 53.
Hesperis matronalis, vergrünte Samenknospen 120.
Heupilz, der 28.
Hippuris vulgaris 140.
Hydrocotyle vulgaris 234.
Hyoscyamus albus 395.
Iris variegata 219.
Isoëtes lacustris 393, 394.
Juniperus virginiana 161.
Jussiaea repens 358.
Knautia arvensis 396.
Laminaria Cloustoni 188.
Larix europaea 403.
Lepidozia reptans 200.
Leptothrix buccalis ROBIN 82.
Lycopodium inundatum 190.
Macrocystis pyrifera 188.
Malachium aquaticum 322.
Malva sylvestris 303, 319.
Marchantia polymorpha 148.
Marchantia polymorpha, Brutknospen 411.
Marsilia Ernesti 254.
Melandryum album 322.
Metzgeria furcata 190.
Narcissus poëticus 428.
Neottia nidus avis 355.
Nicotiana latissima 320.
Nostocaceen 180.
Oedogonium diplandrum 415.
Ophioglossum vulgatum 390, 391, 392.
Orchis fusca 428.
Orobanche Hederae 163, 175.
Orobanche ramosa 375.
Oryza sativa 345, 352.
Osmunda regalis 388.
Oxalis stricta 321.
Papaver orientale, Umwandlung der Staubblätter in Fruchtblätter 123.
Peronospora calotheca 364.
Phalaenopsis grandiflora 173.
Phoenix reclinata 223.
Phyllobium dimorphum 415.
Pinus Pumilio 161.
Pinus Strobus 161.
Plocamium coccineum 153, 193.
Polygonum divaricatum 408.
Polytrichum commune 208.
Polyzonia jungermannoides 137.
Potentilla reptans 225.
Primula chinensis, abnorme Blüthe 117.
Prunus Padus 247.

Pilostyles Hausknechti 380.
Reseda luteola 316.
Riella helicophylla 150.
Rhinanthus minor 370.
Sarcina ventriculi GOODS. 92.
Schema für Dichotomien 189.
Schema für den Uebergang der terminalen in die seitliche Organanlage 184.
Selaginella Martensii 159, 426.
Selaginella spinulosa 389.
Sempervivum tectorum, Umwandlung der Staubblätter in Fruchtblätter 123.
Senecio vulgaris 406.
Sinapis arvensis 317.
Spaltpilze, Formen 5.
Spaltpilze, Involutionsformen 9.
Spaltpilze, Schwärmerbildung 15.
Spaltpilze, Zoogloeenbildung 22.
Spirochaete Obermeieri COHN 88.
Symphytum officinale 383.
Tilia ulmifolia 302.
Trifolium repens, Vergrünung 119.
Triglochin palustre 163.
Typha angustifolia 299, 313.
Utricularia vulgaris 236, 237.
Ulothrix 415.
Vegetationspunkte von Phaeophyceen 186.
Vibrio Rugula MÜLL. 87.
Viscum album 377.

Verzeichniss der Holzschnitte zu Bd. III, 2.

Abies, Längsschnitt durch die weibliche Blüthe 241.
Acer platanoides 310.
Aethallumformen 59.
Agrostemma 356.
Amaurochaete atra 46.
Amoebenformen 13.
Aphelidium deformans ZOPF 67, 127.
Areale von Cytisus 231.
Badhamia punicea BECK. 148.
Bertholletia excelsa 639.
Bursulla crystallina SOROK. 112.
Calciumoxalatcrystalle 594, 595.
Calciumoxalatcrystalle in Membranen 597.
Cardamine pratensis 403.
Casparea porrecta 244.
Ceratium hydnoïdes, porioïdes 69.
Chenopodium ficifolium 358.
Chloroplasten 542, 562.
Chromatophoren 542.
Chromoplasten 549, 563.
Clathroptychium rugulosum WALLR. 48, 60.
Claytonia perfoliata 357.
Coelogyne Lagenaria 330.
Colpodella pugnax CIENK. 116.
Columnea Schiedeana 372.
Comatriche Friesiana DE BARY 46.
Copromyxa protea FAYOD 67.
Cornuvia serpulina WIGAND 50.
Craterium, Sporocysten 45.
Cribraria, Capillitium 49.
Cribraria vulgaris SCHRAD. 142.
Dictydium cernuum 48.
Didymium farinaceum SCHRAD. 44.
Dioscorea Batatas 310.
Dryas octopetala, Formenreihe 213.
Drymaria gracilis 355.
Edwardsia grandiflora 244.
Enteromyxa paludosa CIENK. 114.
Entwicklung von Coleochaete pulvinata 238.
Entwicklung von Eudorina, Pandorina, Chlamydomonas 236.
Eranthis hiemalis 268, 314.
Euphorbia Pithyusa 354.
Ficus martinicensis 310.
Fuchsia 246.
Fuligo varians, Entwicklung des Fruchtkörpers 65.
Gefässbildung, schematische Darstellung der, 659.
Globoide 571.
Hepatica triloba 247.
Hymenocallis adnata 312.
Hymenocallis, Blüthe, monocotyle 242.
Karyokinese 532.
Keimung der Sporen der Mycetozoen 55.
Kerntheilung, direkte 529.
Kerntheilung, indirekte 532, 536.
Kieselkörper 604.
Krystalloide 671, 574.
Leukoplasten 548, 561.
Lindenia vitiensis 318.
Lycogala epidendron 168.
Lycogala flavo-fuscum EHRENB. 50.
Manihot grandiflora 352.
Manihot salicifolia 352.
Mercurialis perennis 353.
Mirabilis longiflora 318.
Mycetozoën, Hemmungsbildungen 91.
Kalkablagerungen 73.
Olinia capensis 350.
Ortegia hispanica 356.
Pandanus utilis 340.
Plasmakörper der Zelle 502, 503.
Plasmodiocarpien 57.
Plasmodiophora Brassicae WOR. 130.
Polysphondylium violaceum 68.
Potentilla inclinata 383.
Proteïnkörner 571.
Protomonas amyli CIENK. 122.
Protomonas Spirogyrae BORZI. 123.
Pseudospora aculeata ZOPF 117.
Pseudospora parasitica CIENK. 119.
Pseudosp. parasitica. Schwärmerentwicklung 34.
Pseudoplasmodium von Dictyostelium mucoroïdes BREF. 23.
Pseudoplasmodium eines wasserbewohnenden Mycetozoum 24.
Pyrenoide 546.
Ranunculaceen, Nectarien 248.
Ranunculus acer 248.
Ricinus communis 353.
Reticularia Lycoperdon 46.
Salisburia adiantifolia 301.
Salix 408.
Saponaria depressa 355.
Schwärmsporen höherer und niederer Mycetozoën 8.
Spathicarpa platyspatha 341.
Sporocystenformen mit mehrfach. Haut 40.
Spumaria alba BULL. 47.
Stärkekörner 578.
Stärkekörner, optisches Verhalten 583, 584.
Stemonitis ferruginea 62.
Stiel- und Hypothallusbildung 42.
Theilungsstadien von Amoeben und deren Kernen 19.
Theilungsvorgänge b. Schwärmern höherer und niederer Mycetozoën 11.
Tilmadoche mutabilis ROST. 44.
Tradescantia pilosa 246.
Trichiaceen, Capillitiumröhren 49.
Tüpfel, Doppel- 637.
Tüpfel, einseitige Hof- 639.
Tüpfel, Entwicklung der Doppel-(Hof-) 638.
Tüpfel, Perforation der 641.
Tüpfel, spaltenförmige 636.
Tüpfel, Tangential-, 635.
Urospermum, Blüthe dicotyle 242, 369.
Vampyrella multiformis ZOPF 107.
Vampyrella polyblasta SOROK. 108
Vampyrella variabilis KLEIN 106.
Vampyrellidium vagans ZOPF 100.
Wachs, Auflagerung 615.
Wandverdickungen, centripetale 632, 634.
Wielandia elegans, Diagramm 314.
Zellkerne 514, 521.
Zellkerne bei den Algen und Pilzen 517.
Zellmembran, Entstehung der 646.
Zellwand, verzweigte Canäle der 639.
Zoocysten, amoebipare 37.

Namen- und Sach-Register.

Band III, 1.

Abelmoschus 326.
Abies 265; A. canadensis 147 427; A. excelsa 276.
Abronia 296; A. umbellata 170.
Abtödtungsmethode 45.
Acacia 346; A. acanthocarpa 266; A. armata 266; A. heterophylla 241; A. horrida 266; A. Julibrissin 306; A. lophanta 260.
Acanthorhiza 359.
Acer 249; A. Pseudoplatanus 246 247 296 508; A. rubrum 296; A. tataricum 296.
Achillea Millefolium 217.
Achimenes 205; A. grandiflora 354
Acicarpha tribuloides 286.
Acorus 232.
Aconitum 289.
Adiantum Capillus 159.
Adoxa 249; A. moschatellina 252.
Adventivknospen 203.
Adventivwurzeln 353.
Aesculus 194; A. Hippocastanum 203 226 245.
Aethyl-Alkoholgährung 31.
Agrimonia 335; A. Eupatoria 305; A. pilosa 304.
Aldrovanda 240.
Ailanthus 318; A. glandulosa 311 347.
Alisma 304 349; A. Plantago 167 168 262.
Alliaria officinalis 119.
Allium 331; A. Cepa 347; A. fistulosum 218; A. nigrum 198; A. ursinum 141; A. Schoenoprasum 218 219.
Alnus glutinosa 244; A. incana 244; A. pubescens 244.
Alopecurus 143.
Alsine 292.
Althaea 304; A. rosea 333.
Amansia glomerula 162; A. multifida 182.
Ammobium 287; A. alatum 212.
Ammoniakgährung 30.
Amorpha 194.
Ampelopsis 193.
Anabaena 365.
Andraeea petrophila 183.
Androeceum, Entwicklungsgesch. des 294.
Androsaemum 303.
Aneimia hirta 423.
Anemone 311; A. Hepatica 288; A. nemorosa 288; A. ranunculoides 288; A. stellata 288; A. sylvestris 205.
Aneura 154 158 272 411; A. multifida 191.
Angelica sylvestris 325.
Angiopteris evecta 354; A. pruinosa var. hypoleuca 425.
Angiospermen 395.
Angraecum globulosum 355.
Anhangsgebilde, Entwicklung d. 335.
Antephora elegans 335.
Anthemis 195.
Anthoceros 364 384 423.
Anthriscus sylvestris 224.
Anthurium 220; A. longifolium 126 343.
Anthyllis 145 171.
Apium graveolens 360.
Apogamie 429.
Aponogeton distachyus 289.
Aquilegia 332; A. vulgaris 119.
Arabis 123 124.
Araucaria 248; A. imbricata 131.
Arceuthobium Oxycedri 379.
Archesporium 384.
Arisarum 364.
Aristolochia Clematitis 197, 407. A. Sipho 197.
Arum 220; A. maculatum 252.
Artanthe jamaicensis 201.
Asarum europaeum 306.
Ascococcus Billrothii 30 35 90.
Asparagus 269 271 342.
Aspidium filix mas 110 204 350; A. filix mas var. cristatum 429.
Astragalus 207 309 380; A. Cicer 232.
Astrocarpus sesamoides 313.
Atherurus ternatus 205.
Ausbildung, bilaterale 142; A., dorsiventrale 142 143; A., radiäre 142; A., symmetrische 142
Azolla 200 365; A. caroliniana 341.
Bacillus 4 5; B. erythrosporus 96; B. Leprae 96; B. ruber 96.
Bacteriaceen 48 51.
Bacterien 4 5.
Bacteriopurpurin 14.
Bacterium 48 51; B. aceti 6 9 51 52; B. acidi lactici 65; B. Anthracis 60; B. cyanogenum 53 55; B. cyanogenum 9; B. Fitzianum 52; B. janthinum 68; B. merismopedioïdes 6 56; B. Pastorianum 9 14 52 83; B. subtile 9 18; B. synxanthum 96; B. tuberculosis 67; B. tumescens 18 66; B. Ulna 65 66; B. Zopfii 68.
Balanophora 381 404; B. dioïca 369; B. involucrata 396.
Balanophoreen 368 381.
Bartsia 371.
Bdallorhizae 379.
Beggiatoa 11 48 74; B. alba 5 8 76 77 78; B. mirabilis 80; B. roseo-persicina 14 15 79.
Begonia 205 354.
Bellis 286; B. perennis 331.
Berberis 117; B. vulgaris 266.
Berlinia paniculata 379.
Beta vulgaris 360.
Biota orientalis 347 394.
Blasia 252 364 411 423.

Blatt, Formentwicklung 206 209.
Blattformen, abgeleitete 233.
Blattgrund 215.
Blattverzweigung 227; B., divergente 227.
Blattwachsthum 209.
Blätter, schildförmige 234.
Blechnum Spicant 110.
Blumenkrone, Entwicklung d. 288.
Blüthen, gefüllte 331; B., metamorphe 330.
Blüthenbildung im Allgemeinen 272.
Blüthenentwicklung der Angiospermen 277; B. der Gymnospermen 274.
Boragineen 327.
Bossiaea 268; B. ensata 270; B. heterophylla 270; B. microphylla 270; B. rufa 258 270.
Botrychium 387; B. Lunaria 111 294; B. matricariaefolium 112.
Botrydium granulatum 151.
Bougainvillea 296.
Brasenia 313.
Brassica 345; B. oleracea 194.
Brathys protifila 302.
Brizula 278.
Bupleurum 241; B. difforme 241.
Butomus 273; B. umbellatus 149 347.
Buttersäuregährung 29.
Cabomba 262.
Cacteenform 270.
Caelebogyne ilicifolia 430.
Caesalpinia 346.
Cajophora lateritia 338.
Cakile maritima 123.
Caladium 359.
Calendula 290 331.
Callithamnion 153.
Callitriche 265 277; C. verna 279.
Callitris quadrivalvis 161 402.
Calothamnus 301 303.
Calypogeia 182.
Calyptrogen 357.
Cannaceen 345.
Capparis spinosa 266.
Capsella bursa pastoris 141 165 166 345 349.
Cardamine 131; C. pratensis 204 350.
Carduus 212 268 299.
Carmichaelia australis 258 268 270.
Carum Bulbocastanum 169.
Cassia Fistula 309.
Cassytha 361 362.
Castanea 334 335.
Castelnavia princeps 340 357.
Casuarina 183 278; C. equisetifolia 260.
Catharinea 214.
Caulerpa 143 151.
Celosia cristata 125.
Cenchrus 127 129 334 342.
Centaurea 299; C. Cyanus 290.
Centradenia floribunda 205; C. rosea 147.
Centranthus Calcitrapa 287.
Centrolepis 278.
Cephalotaxus Fortunei 131 341.
Cephalotus follicularis 238.
Ceratophyllum 170 227 340.
Ceratopteris 199 273; C. thalictoides 423.
Ceratozamia 216; C. longifolia 401 427.
Cercis 171.
Cereus 270.
Ceropegeia elegans 290.
Chaerophyllum bulbosum 170.
Chaetophora 179.
Chamaerops macrocarpa 221.
Chara 212 419 420 421; C. aspera 420; C. fragilis 418.
Characeae 417.
Cheiranthus 332 333.
Chlamydomonas 151.
Cicer 171.
Cilien der Bacterien 15.
Cinclidotus aquaticus 410.
Circaea 249; C. alpina 410.
Cirrhus radicalis 359.
Cirsium 287.
Cissus 153.
Cistus 303 304; C. populifolius 282.
Citrus 306; C. Aurantium 170.
Cladodien 256.
Cladostephus 155.
Cladotricheen 48, 83.
Cladothrix 4 5; C. dichotoma 7 8 9 17 23 24 83 84; C. Försteri 7 85.
Clarkia 399.
Clathrocystis roseo-persicina 79.
Clematis Viticella 258.
Clostridium 5 48 69; C. butyricum 3 14 16; C. butyricum, Auftreten 69; C; Polymyxa 9 20 71 83.
Cobaea scandens 256 431.
Coccaceen 48.
Coccenformen 4.
Coïx 176; C. Lacrymae 201.
Coleochaete 183 414, 416 417; C. scutata 152 177 417.
Colletia 271; C. spinosa 258.
Columella 273.
Commelina 283; C. stricta 407.
Commelinaceen 345.
Conomitrium Julianum 410.
Corallorhiza 340 361 365.
Coriaria 311 312 316 323; C. myrtifolia 311.
Cornus mas 338.
Cornucopiae 407.
Corydalis cava 170; C. claviculata 239; C. ochroleuca 170.
Crataegus Oxyacantha 271.
Crenothrix 48 72; C. Kühniana 10 16 17 72 73; C. polyspora 9.
Crocus sativus 347.
Cryptomeria japonica 274.
Cabomba caroliniana 266.
Cucurbita 176 289 318 360; C. maxima 239 240; C. Pepo 240 347.
Cultur, fractionirte 43.
Cuninghamia 274.
Cuphea 280 405; C. Zimapani 388 380.
Cupressus 255; C. sempervirens 402.
Cuscuta 175 362 372; C. epilinum 372 373.
Cutleria 152 157 415 416.
Cycadeen 395.
Cycas 272 273.
Cyclamen persicum 170.
Cyclanthera 134 135 328.
Cyperaceen 344.
Cypripedium spectabile 170 173.
Cytinus Hypocistus 381.
Cytisus Laburnum 194.
Dahlia 331.
Dammara 274 275.
Danaea 199.
Datura 327; D. Stramonium 336.
Daucus Carota 119 360.
Dauersporen 17.
Dauerzellen 17.
Delesseria 204.
Delphinium 311.
Dendrochilum glumaceum 174.
Dentaria bulbifera 410.
Dermatogen 130 344 351.
Desmanthus natans 359.
Desmodium gyrans 226.
Deutzia scabra 145.
Dextrangährung 48.
Dianthus barbatus 332; D. chinensis 332; D. Caryophyllus 332.
Dicraea algaeformis 356 357.
Dictyota 189.
Digitalis parviflora 178.
Dignität, morphologische 125.
Dionaea 238 240; D. elongata 356 357.
Diplococcen 10.
Dissochaete 359.
Dornsprosse 271.
Dornwurzeln 359.
Doronicum Pardalianches 242 251.
Dorstenia 187.
Drosera 205 336; D. capensis 259; D. rotundifolia 289.
Ectocarpus 152 179 187 414 416.
Eintrocknungsmethode 25.
Elodea 129 177 210 232; E. canadensis 264.
Embryobildung bei den Angiospermen 164; E. bei den Coniferen 160.
Embryonen, Saugorgan der 362 363.
Embryosack 382.

Emergenzen 336.
Endodermis 351.
Enteromorpha 181.
Entstehungsfolge der Organanlagen, intercalare 185 186.
Entstehungsfolge der Organanlagen, progressive 185.
Entwicklung d. Blumenkrone 288.
Entwicklung 61.
Entwicklung des Kelches 285.
Entwicklungsgeschichte d. Laubsprosses 157.
Entwicklungsgesch. d. Sprosses 157.
Ephedra 129 162 210 428.
Epidendron ciliare 173.
Epilobium 294 399.
Epipactis 194; E. palustris 170 173.
Epiphyllum truncatum 283 324.
Epipogon 340 361 364.
Equisetum 214 293 346; E. hiemale 202; E. Telmateja 139 209 211 212.
Eremolepis 294.
Ernährung 62.
Erodium 329; E. cicutarium 280 330.
Eryngium maritimum 325.
Eschholzia 330 397.
Essigferment 51.
Essiggährung 30.
Essigpilz 51 52.
Eucalyptus globulus 219 256.
Eudorina 152 414.
Euphorbia 155 197 266 279 405 407; E. Cyparissias 110; E. splendens 266; E. trigona 270.
Euphrasia 370 371.
Fadenformen 4.
Fagus 249 334; F. silvatica 203 228.
Farbstoffgährung 30.
Färbung 13.
Färbungsmethode 45.
Fäulnisspilze 29.
Fegatella conica 148.
Ficaria 341.
Ficus 226; F. elastica 232.
Fissidens 145 214 253.
Flexibilität 12.
Folgeblätter 252.
Fontinalis 183 278 424; F. antipyretica 199 211.
Forsythia 246.
Fortpflanzungsorgane, Entwicklungsgeschichte 382.
Fossombronia 154 252 253.
Fraxinus 243 244.
Fritillaria imperialis 329 360.
Froschlaichpilz 48 50.
Fruchtknotenbildung, apocarpe 309.
Fruchtknotenbildung, syncarpe 314
Fruchtknotenbild., syncarpe, unter Betheiligung d. Blüthenachsenspitze 319.
Fuchsia 116.
Fucus 204 415.
Funaria hygrometrica, Sporenkeimung 198.
Funkia 397; F. ovata 163 430,
Fuss 363.
Gährung, schleimige 30.
Gaillarda 287.
Galanthus 246.
Galeobdolon luteum 284.
Galium 214; G. Aparine 338; G. Mollugo 231; G. palustre 135 231 290 301; G. uliginosum 231.
Garidella Nigellastrum 354.
Gaura 393; G. biennis 399.
Geisselbildung 16.
Geisseln, Zahl der 15.
Gelatinekultur 44.
Genista sagittalis 268.
Geranium 171; G. sanguineum 295.
Geum 304 310 313 405.
Gingko 161 162 215 274.
Giraudia sphacelarioïdes 179.
Gladiolus 397.
Gleditschia 228; G. sinensis 182 198 203; G. triacanthos 182.
Gleotrichia 412.
Glyceria spectabilis 214 215 217 246.
Glycerinaethylbacterie 52 53.
Gnetaceen 394.
Godetia 399.
Goldfussia anisophylla 147.
Goodyera discolor 173.
Gramineen 344.
Greifwurzeln 360 370.
Griffel 308; G., Entwicklung 329.
Guarea 179 243.
Gunnera 233 353 364.
Gynaeceum, apocarpes 308; G. Entwicklungsgeschichte d. 307; G. monomeres 308; G., oberständiges, 309; G., syncarpes 308 314; G., syncarpes, mit basaler Placentation 318; G. syncarpes, mit parietaler Placentation 314; G., unterständiges 324.
Gymnocladus 346; G. canadensis 198.
Gymnogramme sulfurea 423.
Gymnospermentypus, Wachsthum der Wurzel 346.
Halopteris 189.
Haustorien 362 363.
Haplomitrium 342; H. Hookeri 198 271.
Hapteren 337.
Helianthus annuus 331; H. tuberosus 268; H.-Typus, Wachsthum der Wurzel 345.
Helleborus 250 251 292 329; H. calycina 311; H. foetidus 242 243; H. niger 242 243 267;
Helosis 368.
Herposiphonia 143 149 177 200.
Hesperis matronalis 120.
Heterachtia 170.
Heterophyllie der Wasserpflanzen 262.
Heupilz 28.
Hibiscus 318 326; H. syriacus 333; H. Trionum 124.
Hippocrepis 145.
Hippuris 177 210 262 264 265; H. vulgaris 140 347.
Hochblätter 250.
Hormogonien 11.
Hostienblut 94.
Hottonia 156 264.
Humulus Lupulus 230.
Hydnora africana 369; H. Johannis 369; Hydnoreen 369.
Hydrobryum 357.
Hydrocharis 232 262 344 412 413.
Hydrocotyle vulgaris 234.
Hydrodictyon 152.
Hymenophyllaceen 387.
Hyoscyamus 144 320; H. albus 395.
Hypecoum 301.
Hypericum 302 315; H. aegyptiacum 302 303.
Hypnum 146 194.
Impatiens 321.
Initialen 140.
Iriartea 359.
Iris Pseudacorus 398; I. variegata 219.
Isoëtes 179 271 409 426 427; I. lacustris 265 298 394.
Jeannerettia 182.
Juglans regia 197 290 248 346 405.
Juncaceen 345.
Juncus 267; J. effusus; J. conglomeratus 128 267.
Jungermannia bicuspidata 182.
Jungermanniae geocalyceae 156; J. ventricosa 411.
Juniperus 248 255 259; J. comunis 256; J. Oxycedrus 379; J. virginiana 161 427.
Jussiaea 357; J. repens 357 358.
Kelch, Entwicklung des 285.
Kitaibelia 318.
Knautia arvensis 396.
Knospen, ruhende 200.
Kronenblätter, Umbildung der Kelchblätter in 331; K., Umbildung der Staubblätter in 331.
Kurzstäbchen 4.
Labiaten 327.
Lactuca 286.
Lagascaea 291.
Laminaria Cloustoni 188.
Lamium 405; L. album 290 338.
Lampsana 286.
Langsdorffia 368.
Langstäbchen 4.

Lappa 287.
Lappago racemosa 339.
Larix europaea 203 402 403.
Laserpitium latifolium 250.
Lathraea squamaria 367 371.
Lathyrus 144 260; L. Aphaca 117 225 257 258; L. Nissolia 257 258.
Lavatera pallescens 346.
Lemna 144 176 347.
Lepidozia 182; L. reptans 200.
Leptotricheen 48 72.
Leptothrix 4 5 48 80; L. buccalis 3 14 80 82; L. ochracea 83; L. parasitica 83.
Leucobryum 156 253.
Leuconostoc mesenterioides 12 18 21 48.
Liebmannia Leveillei 152.
Ligula 339.
Ligustrum 246.
Lilium bulbiferum 246 410.
Limosella 262.
Linaria 197.
Linum 327.
Liriodendron 226.
Listera ovata 170 173.
Loculamente 395.
Lonicera 194; L. Caprifolium 215; L. Xylosteum 145.
Lophocolea bidentata 204.
Lophophytum mirabile 368.
Loranthaceen 368.
Loranthus 289; L. pentandrus 327 328; L. sphaerocarpus 327 328 368 376.
Lupinus 171 234 235 346.
Lychnis 291; L. chalcedonica 332.
Lycopodium 248 250 276; L. aloïfolium 353; L. alpinum 190; L. annotinum 190; L. clavavatum 190 251; L. inundatum 190; L. Phlegmaria 353; L. Selago 117 177 251 353.
Lygodium palmatum 144.
Macrococcen 4 5.
Macrocystis pyrifera 188.
Macrosporangien, Entwicklungsgeschichte der 400.
Macrosporen 382.
Mahernia glabrata 405.
Malachium aquaticum 321 322 323.
Malaxis paludosa 205.
Malva 318 319 323 327; M. rotundifolia 287 304; M. sylvestris 287 303 304 319.
Mammillaria 270.
Mangifera indica 430.
Mannitgährung 30.
Marattia 353.
Marchantia 252 330; M. polymorpha 148 149 411.
Marsilia 143 200; M. Ernesti 253; M. quadrifolia 263.
Mastigobryum 182.
Matricaria 286.
Medicago 171.
Medinilla radicans 359.
Melampyrum 361.
Melandryum album 322 332.
Melastomaceen 327 359.
Melianthus major 232.
Membran der Spaltpilze, chemische Beschaffenheit 12; M. d. Spaltpilze, Wachsthum 12.
Menispermum canadense 197.
Mentha 291.
Menyanthes trifoliata 347.
Mercurialis 407.
Mesembryanthemum 327; M. radiatum 155; M. stelligerum 155.
Metzgeria 149 182; M. furcata 190 191 204.
Micrococcen 4 5.
Micrococcus aurantiacus 95; M. bombycis 93; M. chlorinus 95; M. diphtheriticus 93; M. Erysipelatis 93; M. luteus 96; M. prodigiosus 39 40 94; M. pyocyaneus 89; M. ureae 33 94; M. Vaccinae 92.
Microsporangien 395; M. der Gymnospermen 393.
Microsporen 382.
Milchsäuregährung 29.
Milzbrandpilz 61.
Mimosa 306.
Mirabilis 296; M. Jalappa 355.
Mnium punctatum 213.
Monas Okeni 5.
Monopodium 192.
Monotropa 325 447 362 366 405.
Monstera 149 220 221.
Monasform 5.
Morphologie 70; M. u. Entwicklungsgeschichte 114; M., Geschichtliches; M., Teratologie 114.
Musa Cavendishii 198.
Mutisia 361.
Mühlenbeckia 268; M. platyclada 258 270.
Mycoderma aceti 12 37.
Myconostoc gregarium 88.
Mycoproteïn 12 13.
Mycosen, bacteritische 3.
Myosurus 280.
Myrionema 152.
Myriophyllum 156 207 227 341 412.
Myrmecodia 359.
Myrtaceen 301.
Myzodendron 376.
Najas 183 265 278.
Narbe, Entwicklung 329.
Narcissus poëticus 428.
Nassavia 290.
Nasturtium officinale 204 350; N. sylvestre 204 350.
Nebenblätter 228.
Nebenkrone 339.
Neckera 146 199.
Nelumbium 234; N. luteum 235.
Neottia 131 261 347; N. nidus avis 126 343 354 355.
Nepenthes 238 239 240.
Nicotiana latissima 260.
Niederblätter 243.
Nitella flexilis 418; N. flabellata 419 420; N. gracilis 419; N. syncarpa 418.
Nostoc 364.
Nostocaceen 180.
Nothoscordium fragrans 430.
Nuphar 146 262 353 354; N. luteum 350 398.
Nymphaea 117 146 262; N. alba 398.
Oberblatt 215.
Oedogonium curvum 416; O. diplandrum 415 417; O. rivulare 416.
Oenothera 325 399.
Ononis 171; O. Natrix 260.
Ophidomonaden 5.
Ophidomonas sanguinea 15.
Ophioglossum 199 204 384 388 390; O. pedunculosum 204; O. vulgatum 391 392.
Ophrys 361.
Opuntia 270.
Orchideen 367.
Orchis 361 405; O. fusca 428; O. latifolia 173; O. mascula 194.
Organanlage, seitliche 184; O. terminale 184.
Organbildung 135.
Ornithogalum 397; O. pyrenaicum 407.
Orobanche 268; O. Hederae 163 175 347 362 365 374; O. ramosa 375.
Orobanchen 367.
Orobus 144; O. tuberosus 258; O. vernus 258.
Oryctanthus 379.
Oryza sativa 345 352 353.
Osmunda regalis 110 387 388.
Ouviranda fenestralis 220.
Oxalis 320; O. bupleurifolia 241; O. lasiandra 235; rusciformis 241; O. stricta 205 310.
Packet-Spaltpilze 91 92.
Padina Pavonia 177.
Paeonia arborescens 409.
Pandorina 414.
Papaver 320, 330; P. orientale 122 123.
Parasiten 1 361 367; P., Organentwicklung der 370; P., Rückbildung der Blüthen, Embryobildung 366; P., Rückbildung der Vegetationsorgane 365.
Paris 268; P. quadrifolia 268.
Passiflora 271.
Pavia macrostachya 296.
Pavonia 318.
Pediastrum 151.
Pedicularis 370 371.

Peireskia 260 270 342.
Pellia 411 423.
Pennisetum 201.
Pentstemon 295.
Peperomia 273 354.
Periblem 140 345 351.
Peronospora calotheca 364.
Peronosporeen 363.
Petasites 268.
Petunia 298; P. hybrida 332 333.
Phajus Wallichii 173.
Phalaenopsis 173.
Phaseolus 171 176; Ph. multiflorus 194 229 347.
Philadelphus coronarius 332.
Philodendron 360.
Phleum 143.
Phoenix reclinata 221 223.
Phoradendron 294.
Phragmidiothrix 48 80; Ph. multiseptata 80.
Phtirusa 360.
Phyllanthus 268 270; Ph. cernua 270.
Phyllobium dimorphum 415.
Phyllocladien 268.
Phyllocladus 216 256 259 269; Ph. trichomanoides 149.
Phyllodien 241.
Phyllosiphon Arisari 364.
Phytolacca 196; Ph. icosandra 300
Picea excelsa 427.
Pigmente 14.
Pigmentgährung 30.
Pilularia 143 200.
Pilz der Hühnercholera 91.
Pilz der blauen Milch 53; Entwicklungsgeschichte 54.
Pilz der rothen Milch 94.
Pilz der Zahncaries 80.
Pinguicula vulgaris 281.
Pinus 162 211 216 276; P. Pumilio 293; P. Pinaster 427; P. Strobus 161; P. sylvestris 202 116 255 390 394.
Pirus 326; P. communis 310; P. Malus 271.
Pistia 341 344 347 353.
Pisum sativum 346 347 348.
Plocamium coccineum 153 191 193
Placenta 273.
Plantago 194.
Plerom 140 345 351.
Podocarpus 245.
Podophyllum peltatum 235.
Podostemaceen 337 356.
Podostemon Ceratophyllum 356.
Pollenkorn 382.
Pollensäcke 395.
Pollexfenia 182.
Polyembryonie 430.
Polygonum 213 232; P. amphibium 205 263 350; P. divaricatum 408; P. Fagopyrum 353; P. viviparum 410.
Polypodium quercifolium 144; P. Heracleum 144.
Polysiphonia 182.
Polytrichum 208 253 314; P. commune 208.
Polyzonia 207; P. elegans 182; P. incisa 182; P. jungermannoïdes 137 138 153 177 182.
Pomaceen 346.
Pontederia crassipes 359.
Potamogeton 40; P. natans 232 265 292 293; P. perfoliatus 232 301.
Potentilla 305; P. anserina 225 226 227; P. fruticosa 232 305; P. nepalensis 306; P. reptans 225 226 227; P. Tormentilla 285 287.
Pothos 220 359.
Primärblätter 251; P., Angiospermen 256; P., bei den Coniferen 255; P., Gefässkryptogamen 253; P., Laubmoose 253; P. bei den Lebermoosen 252.
Primordialblatt 215.
Primula sinensis 117 332 405.
Prosopanche Burmeisteri 370.
Prothallium 382.
Proteaceen 346.
Prunus avium 267 268; P. Padus 244 247 249 250 340; P. serotina 340; P. spinosa 285 291.
Pseudoverzweigung 7.
Pilostyles 369; P. aethiopica 379; P. Hausknechti 380 381.
Psilotum 272 273 278 342 384.
Pteris aquilina 423; P. cretica 429
Punica Granatum 327.
Pyrethrum 287.
Pyrolaceen 367.
Pyrola rotundifolia 367.
Quercus 230 240.
Radula 157.
Rafflesiaceen 369.
Ranken 239 271.
Ranunculus 310 311 312; R. arvensis 260; R. auricomus 329 332; R. caenosus 264; R. divaricatus 264; R. aquatilis 264 265 266; R. Ficaria 169 288 380; R. fluitans 350; R. hederaceus 264; R. hederaefolius 265; R. lingua 258; R. longirostris 264; R. sardous 312; R. sceleratus 265.
Raphanus 345.
Receptaculum 273.
Reseda 281 306 315; R. luteola 316; R. odorata 119.
Rhamnus Frangula 245; Rh. infectoria 340.
Rheum undulatum 232.
Rhinanthaceen 361 367 370.
Rhinanthus 361 366; Rh. minor 370.
Rhipsalis Cassytha 259; Rh. paradoxa 259.
Rhizinen 340.
Rhizoïden 340.
Rhus 328.
Rhytiphloea pinastroides 182; Rh. tinctoria 182.
Riccia 203 272 330 423.
Ricinus 234; R. communis 191.
Riella 392; R. helicoides 150.
Rindenwurzeln 377.
Rivularia 180.
Robinia 233; R. hispida 233; R. Pseudacacia 233; R. viscosa 233.
Rosa 310 311 332; R. canina 228; R. livida 407 408.
Rubus 282; R. fruticosus 338; R. Idaeus 305 306.
Rumex 300.
Ruppia 131 292 293; R. rostellata 172 350.
Ruscus 260 269; R. aculeatus 269 271; R. Hypoglossum 209; R. racemosus 269.
Sagittaria 254 265 345 351 413; S. sagittaefolia 261; S. vallisneriaefolia 261 262.
Salix 194; S. nigricans 194; S. pruinosa 355; S. vitellina 355.
Salvinia 172 273 349 387; S. natans 266.
Samenknospen, Stellung 314.
Samenknospen, Ursprungsort bei den Angiospermen 404.
Samenknospenentwicklung d. Coniferen 402; S. der Cycadeen 400.
Samolus 326.
Sanguisorba officinalis 313.
Santalaceen 367.
Saprophyten 1 367; S., Rückbildung der Vegetationsorgane 365.
Sarcina ventriculi 11 14 91.
Sauromatum 220.
Saxifraga granulata 411.
Scapania nemorosa 411 424.
Sciadopitys 216 255.
Scheidenbildung 12.
Schichtzellen 383.
Schistostega osmundacea 145.
Schraubenformen 4.
Schraubenzustände, Entwicklung der 7.
Schutzscheide 351.
Schwärmerkolonien 16.
Schwärmfähigkeit 16.
Schwefel 13.
Schwimmblätter 262.
Schwimmwurzeln 357.
Scybalium fungiforme 368.
Scytonema 7 180.
Secale cereale 194.
Sedum Fabaria 194.
Selaginella 273 276 278 308 410; S. caulescens 426; S. denticulata 389; S. Kraussiana 342; S. Lyalli 124; S. Martensi 159 342 427; S. spinulosa 389.
Sempervivum tectorum 122 123.

Sendtnera 342; S. Sauteriana 271.
Senecio 286; S. vulgaris 406.
Senker 378.
Setaria 201 342.
Sexualorgane, Entwicklung der 410; S., Entwicklung der, bei den Angiospermen 428; S., Entwicklung der, bei Gefässkryptogamen 425; S., Entwicklung der, bei den Gymnospermen 420; S., Entwicklung der, bei den Laubmoosen 424.
Sexualzellen, Entwicklung der, bei den Thallophyten 413.
Silene nutans 332; S. Viscaria 332.
Sinapis 345; S. arvensis 317.
Siphoneen 151.
Sirogonium 454.
Sisymbrium 195.
Smilax aspera 337.
Sobralia macrantha 174.
Sohle des Carpelles 310.
Soja 171.
Solanum robustum 338.
Sorbus aucuparia 203.
Spaltalgen 1.
Spaltpilze, aërobie, 36; S., aërophyta 36; S., Einfluss der Ernährung auf 27; S., Entwicklungsgang 6; S., Ernährung der, 24, durch Fleischextrakt 26, durch Mineralstoffe 25; S., Ernährung durch organische Verbindungen 24; S., Fragmentbildung 11; S., Fermentbildung durch, 31; S., Formenkreis 4; S., Gonidien der, 6; S., Involutionsformen der, 9; S., Morphologie 3; S., Phosphorescenzerscheinungen durch 32; S., Reagens auf Sauerstoff, 37; S., saprogene, 29; S., Sporenbildung der, 17; S., Stellung im System 1; S., Theilung 11; S., vegetative Zustände 4; S., Verhalten gegen Electricität 38; S., Verhalten gegen Gase 36; S., Verhalten gegen Gifte 41; S., Verhalten gegen Säuren und Alkalien 40; S., Verhalten gegen Temperatur 33; S., Vorkommen 1; S., Widerstandsfähigkeit gegen Temperatur 35; Wirkungen d., auf das Substrat 28.
Sparganium ramosum 195.
Spergularia 292.
Sphagnum 156 199 253 363.
Sphaeralcea 326.
Sphaerotilus natans 86.
Spiraea 145 234; S. Lindleyana 227; S. lobata 227; S. sorbifolia 227.
Spirillen 4 5.
Spirillum 15; Sp. amyliferum 89.
Spirobacterien 4.
Spirochaete plicatilis 87 88; Sp. Obermeieri 87 88.
Spirochaeten 5.
Spiromonaden 5.
Spirulinen 5.
Sporangien, Bau der 383; S., Entwicklung der 384; S., Form der 384.
Sporangien, Wand der 383.
Sprosse, wurzelähnliche 272.
Sprossformen, metamorphe 268.
Stachys recta 296.
Stäbchenformen 4.
Stärkeartiger Stoff 14.
Stanhopea oculata 174.
Sterilisirung 42.
Stichonema occellatum 180.
Stigonema 181.
Stipulae 228.
Stipellen 233.
Strutanthus 360; St. complexus 379.
Stratiotes 232 341 344 647; St. aloides 170.
Streptobacteria 10.
Streptothrix 85.
Stylus 308.
Styrax officinalis 295.
Symmetrieverhältnisse 141.
Sympodium 192.
Symphoricarpus racemosa 182 328.
Symphygyna 202.
Symphytum 212 268 405; S. officinale 338 383; S. orientale 396.
Syringa 194 229 246.
Tanacetum 287.
Tapetenzellen 383.
Taraxacum 287 290.
Taxus 273 293; T. baccata 161 347.
Tetragonia 306; T. expansa 306.
Thalictrum aquilegifolium 233.
Thesium 197 367 368 370 371; Th. ebracteatum 195.
Thuidium 146 199.
Thuja 146 147 199 208 255; Th. occidentalis 347.
Tilia 195 252; T. europaea 360; T. ulmifolia 302.
Tinnantia 170.
Tolypothrix 7.
Torula 10.
Trabeculae 392.
Tragopogon 286.
Trapa natans 169.
Trichome 336.
Trifolium 171 235 260; T. montanum 232; T. pratense 187 281; T. repens 119; T. subterraneum 331.
Triglochin palustre 163.
Trigonella 171.
Tristicha hypnoïdes 356.
Triticum 176.
Trollius europaeus 288.
Tropaeolum 234 397; T. majus 229 230.
Tulipa Gesneriana 407.
Tute 232.
Typha 187 298; T. angustifolia 299 313.
Ulex europaeus 258 266.
Ulothrix 151 415.
Umbelliferen 346.
Umbilicus 204; U. pendulinus 234 235.
Umbraculum 202.
Urtica 144; U. dioïca 230 339; U. urens 338.
Utricularia 144 172 207 215 260; U. 272 281 311 339 340; U. Blattentwicklung 236 237.
Vaccinium Myrtillus 145.
Valeriana 191 328.
Valerianella 328.
Vallisneria 210 262 345.
Vanilla aromatica 359.
Vaucheria 151 157 414 417.
Vegetationskörper, Formverhältnisse der 150.
Vegetationspunkt 176; V., Art der Organanlage 181; V., Entstehungsfolge der Organanlagen am 185; V., Form und Lage 177.
Vegationspunkte, Characteristik 176; V., interculare 179.
Verbascum 284 405; V. nigrum 295.
Verdünnungsmethode 43.
Vergallertung 13.
Vergleichende Morphologie 133.
Verkümmerung 200.
Veronica 291; V. Anagallis 265; V. Beccabunga 205 295 350 354.
Verwachsung, congenitale 134.
Verzweigung, dichotome 189; V., seitliche 192.
Verzweigungsmodus 188.
Vibrio Rugula 4 9 86 87; V. serpens 9.
Vibrionen 5.
Viburnum 331; V. Opulus 116 245.
Vicia 144; V. Cracca 143; V. Faba 124 125 229 243; V. sativa 346.
Vidalia volubilis 182.
Viola 318; V. tricolor 317.
Viscum 366; V. album 294 376 377; V. articulatum 327 368.
Vitis 271; V. vulpina 196.
Volvox 404; V. globator 152.
Wachsthum der Wurzel mit gemeinsamem Theilungsgewebe 346.
Welwitschia 428 429; W. mirabilis 216 363.
Winterruheknospen 412.
Wolffia arrhiza 272 340.
Wunderblut 94.

Wurzel, Entwicklungsgeschichte der 340.
Wurzelhaare 347.
Wurzel, Regeneration des Vegetationspunktes der 347.
Wurzelträger 342.
Wurzel, Verkürzung der 347; W., Wachsthum der, bei den Gefässcryptogamen 346.
Wurzeln, Adventiv- und Neben-Bildung von 350; W., Anlegung der, am Embryo 348; W., Charakteristik 341; W., Entwicklungsperiode der 360; W., metamorphe 355; W., rübenartige 360; W., Wachsthum 341; W., Wachsthum bei den Dicotylen 345; W., Wachsthum bei den Monocotylen 344.
Xeranthemum macrophyllum 299.
Xylophyllum 128.
Zamia muricata 274.
Zanichellia 265 270 311.
Zea Mays 347 348.
Zellcomplex, sporogener 383.
Zellanordnung 135.
Zingiberaceen 345.
Zinnia elegans 331.
Zoogloea ramigera 7 24.
Zoogloeen, Entstehung der 21.
Zoogloeenzustände 20.
Zostera 279 292 293.

Band III, 2.

Abänderungen, individuelle 263.
Abarten 263.
Abies 183 241; A. alba 520; A. excelsa 514; A. Nordmanniana 574; A. pectinata 574.
Acraciae phyllodineae 446.
Acaena 449.
Acanthaceen 434 599.
Acanthephippium silhetense 554.
Acanthus 632.
Acer 601.
Acetabularia 599.
Aconitum 249.
Acorus 436.
Acrasieen 131.
Acrasis 135; A. granulata 135.
Acroglochin chenopodioides 358.
Actinophrys 14.
Actinophrysform 14.
Actinophrys sol 27 32.
Actinostrobus 223.
Adansonia digitata 438.
Aequatorialplatte 532.
Aërides odoratum 632 633.
Aethalien, Entwicklung der 64.
Aethaliopsis 149; A. stercoriformis 45 51 59 61 150.
Aethalium 58; A. septicum 510 511.
Agaricus campestin 519.
Aggregationsplasmodium 23 24.
Agrostemma 356.
Aleuronfleck 569.
Aleuronkörner 568.
Alocasia odora 514 575.
Aloë 406; A. verrucosa 614.
Alpinia chinensis 578.
Alter, ungleiches, der Arten 209.
Althaea rosea 650.
Alyssum 599.
Amaurochaetaceen 154.
Amaurochaete 158; A. atra 45 46 75 158.
Amoebe bilimbosa 17; A. radiosa 102.
Amoeben, Bewegung der 21; A., Farbstoffe der 17; A., Kern der 15; A., Vorkommen bei anderen Organismen 22; A., Nahrungsaufnahme der 20; A., Plasma der 13; A., Theilung 18 19; A., Vacuolen 16; A., Verbreitung der 21; A., Verhältnisse der, zu der Zoosporenform 21.
Amoebochytrium 8 23.
Amoeboïdität 7.
Amsinkia intermedia 549.
Amylodextrin 585.
Amylumkerne 544 580.
Anadyomene 517.
Anaplasten 540.
Anastatica hierochuntica 681.
Anchusa officinalis 570.
Anemone Hepatica 269; A. narcissifolia 270.
Angiopteris 602 623.
Angiospermen, Charactere der 303
Anonaceen 434 441.
Antheren, Oeffnen der 681.
Anthoceros 646; A. laevis 542 562.
Aphanomyces 519.
Aphelidium 127; A. deformans 66 67 127.
Apocyneen 434.
Appositionstheorie 647 586.
Araceen 433 441.
Araucaria 183 440; A. brasiliensis 634.
Arcyria 163; A. dictyonema 51; A. Friesii 42; A. incarnata 165; A. Oerstedtii 51; A. punicea 51 75 165; A. nutans 164.
Arcyriaceen 162.
Arcyrientypus 50.
Achlya 564.
Armeria vulgaris 649.
Artbegriff 258.
Artbildung, Wirkung der — auf coenobitischem Wege 227.
Artocarpus 441.
Asclepiadeen 434.
Aster 522 531.
Asteriscus pygmaeus 681.
Astragalus 439.
Atrichum undulatum 562.
Attalea 299.
Augenfleck, Funktion 566; A., Vermehrung 566.
Autoplasten 540.
Avena sterilis 636.
Azolla 561 562 609.
Azorella lycopodioides 217.
Bacteroiden, Funktion der, 367.
Badhamia 147; B. panicea 147 148.
Bambusa 635.
Bambuseen 433.
Banksia 446.
Basidiobolus 538; B. ranarum 519.
Baumtypus 45.
Begoniaceen 442.
Benincasa cylindrica 615 616.
Bertholletia 569.
Bertholletia excelsa 572 592 639.
Beziehungen zwischen Alter, Organisationshöhe und Organisation 182.
Beziehung der optischen Elasticitätsachsen zur Quellung 678.
Bignoniaceen 434.
Bixaceen 434.
Blasia pusilla 601.
Blastomyceten 519.
Blüthen 241.
Blüthenentwicklung 181.
Bolax 207 449.
Bombaceen 434.
Borasseen 436.
Boragineen 599.
Brachyglottis 204.
Bromeliaceen 435.
Broussonetia 600.
Bryonia dioica 549 552.
Bryopsis 568; B. plumosa 543 546.
Bursulla crystallina 26 111 112.
Bursullineae 111.
Büttnerieae 434.
Buxus 43 56 564.
Calameen 436.
Calcariadeen 143.
Calciumcarbonat, chemisch. Nachweis 598.
Calciumoxalatkrystalle, Anisotropie 595; C., Krystallsystem der 594; C., Nachweis der 593.
Callitris 223 447.

Callus 680.
Calocedrus 222.
Camelliaceen 434.
Campanula Trachelium 526.
Campanulaceen 515.
Canna 557 581; C. Warszewiczii 578 579.
Capillitien der Peritrichineen, Funktion 94; C. der Stereonemeen, Funktion 94; C. der Trichiaceen, Funktion 94.
Capillitium 43.
Capsella 599.
Carapa procera 438.
Carduus 267.
Carica 314.
Caryota sobolifera 604; C. urens 604.
Caryoteen 436.
Casparea porrecta 244.
Castanea atavia 208; C. pumila 220; C. Ungeri 208; C. vesca 200.
Castanopsis 220 221.
Cattleya Skinneri 632.
Caulerpa 516.
Cauto-Rinde 603.
Caulome 240.
Cellulosemembran 498; C. Reactionen der, 610 611; C., Verholzung 617.
Celtis 599; C. australis 601.
Centrolepideen 443.
Ceratium hydnoïdes 18 21 69 174; C. porioides 18 21 69 174.
Ceratophyllum demersum 626.
Cerinsäure 611.
Cerinthe glabra 601.
Ceroxylon 225.
Chaetocladium Jonesii 519.
Chaetophora 599.
Chamaecyparis sphaeroidea 576 577.
Chamaedorea Schiedeana 615.
Chamaelaucieae 446.
Chamaerops 225.
Chara aspera 599; Ch. foetida 518 520.
Characeen 518 529 547 560 565.
Charakter der Monocotylen und Dicotylen 307.
Chelidonium majus 585.
Chenopodium ficifolium 358; Ch. Quinoa 579.
Chlamydomonas 236.
Chloroleuciten 540.
Chlorophyll 555.
Chlorophyllgelb 555.
Chlorophyllgrün 555.
Chlorophyllkörper 510.
Chloroplasten 540; Ch., feinere Structur der 553; Ch., Function der 543; Ch., Gestalt 591; Ch., Verbreitung 591.
Chondrioderma difforme 8 25 26 31 39 40 55 90; Ch. globosum 39; Ch. pezizoides 43; Ch. spumarioides 42 43; Ch. radiatum 46.
Chromatinkugeln 523.
Chromatophoren 501 550 548; Ch. von Chara foetida 560; Ch., chemische Zusammensetzung der, 554; Ch., Durchschnürung der, 559; Ch., Einschlüsse der, 556; Ch., farblose, 510; Ch., Metamorphosen der, 562; Ch., Neubildung der, 560; Ch. von Osmunda 562; Ch., Zerschneidung der, 559.
Chromoleuciten 540.
Chromoplasten 540; Ch., Umwandlung der, 563.
Chrysobalaneen 434.
Chylocladia claviformis 567.
Cilien 8; C., Anheftungsweise der, 564; C., chemische Zusammensetzung 565; C., Empfindlichkeit 565; C., Neubildung 565; C., Vermehrung 565.
Circaea alpina 292; C. intermedia 292; C. lutetiana 292; C. pacifica 292.
Cirsium 267.
Citrus medica 595; C. vulgaris 595 597.
Cladophora 517 523 542 564.
Cladothrix 605.
Clathroptychiaceen 137.
Clathroptychium 137; Cl. rugulosum 47 48 60 138.
Claviceps purpurea 519.
Claytonia perfoliata 357.
Closterium 602 605.
Clusiaceen 434 441.
Cochleopodium pellucidum 17.
Cocoineen 436.
Cocos 293.
Codium 517 523.
Codosiga Botrytis 565.
Coëfficient, isotonischer, 694.
Coeloblasten 449.
Coelogyne Lagenaria 330.
Coleochaete pulvinata 238.
Coleonemata 43; C., Netztypus, einfacher, 47; C., Sporen 51; C., Strauchtypus 51.
Coelonemeen 159.
Colpodella 21 115; C. pugnax 34 116.
Columella 42.
Columniferen 434.
Comatricha 155; C. Friesiana 11 45 46 75 156; C. typhina 156.
Combretaceen 434.
Commelinaceen 433.
Commidendron 204.
Coniferen 571.
Continuität der Areale 204.
Convolvulaceen 434.
Copromyxa 132; C. protea 13 14 18 91 92 132.
Coriaria 317.
Cornuvia 165; C. serpula 165.
Cornus canadensis 230; C. herbacea 230; C. sibirica 630; C. suecia 230.
Corydalis 516; C. cava 539.
Cosmarium 602.
Costus 436.
Crassula 446.
Craterium 146; C. leucophaeum 41 45 146; C. vulgare 45 147.
Cibraria 141; C. argillacea 75 143; C. macrocarpa 75; C. pyriformis 48 49 142; C. rufa 49 141; C. vulgaris 48 142.
Cribrariaceae 139.
Crocus 549.
Cryptocoryne ciliata 305.
Cucurbita 515 516; C. Pepo 632.
Cucurbitaceen 571 600.
Cupressineen 597.
Cuscuta 591.
Cuticula 612.
Cuticularfalten 630.
Cuticularschicht 612.
Cyanophyceen 518.
Cystosira ericoides 567.
Cyrtosperma 436.
Cycas circinalis 595; C. revoluta 614.
Cyclanthaceen 435 442.
Cynara Scolymus 674.
Cystenbildung 33.
Cystolithen 598; C., Entwicklung, Gestalt 600.
Cystosira barbata 518.
Cytisus biflorus 231 232; C. ciliatus 231 232; C. elongatus 231 232; C. glaber 231 232; C. hirsutus 231 232; C. leiocarpus 231 232; C. ponticus 231 232; C. purpureus 231 232; C. ratisbonensis 231 232.
Cytoplasma, feinere Structur des, 504; C., chemische Zusammensetzung, 507.
Dactylosphaera radiosa 102.
Daedalea 613.
Dammara 242 440 597.
Daphne Blagayana 562.
Dasycladus clavaeformis 577.
Daucus Carota 549.
Dentaria 588.
Derbesia 523.
Dermatosomen 645.
Desmidiaceen 517 624 625.
Desmidium 602.
Deutzia 606; D. gracilis 606.
Diachea 153; D. elegans 26; D. leucopoda 153.
Diatomeen 517 523.
Dickenwachsthum 647 648.
Dicotylen, die hauptsächlichsten Blüthen- und Fruchtcharaktere 468; D., Uebersicht der Eintheilung 343.

Dictydium 140; D. cernuum 47 48 75 140.
Dictyosteliaceae 134.
Dictyostelium 134; D. lacteum 135; D. mucoroïdes 15 18 22 134; D. roseum 135.
Didymiaceen 150.
Didymium 150; D. complanatum 151; D. difforme 151; D. farinaceum 41 43 73 151; D. physaroides 42 43; D. serpula 79 91 92; D. squamulosum 73.
Differenzirungsstäbchen 613.
Diffusionszone 668.
Digitalis 230.
Dilleniaceen 434.
Dimargaris crystallinus 574.
Dioscorea Batatas 310.
Dioscoreaceen 433.
Diospyreeen 434.
Diplophysalis 124; D. Nitellarum 20 34; D. stagnalis 8 10 11 20 34 42 85 125; D. Volvocis 126.
Dipterocarpeen 435.
Discokrystalle 585.
Discontinuität der Areale 204.
Dispirem 532.
Doppelhautbildung 39.
Dorstenia 599.
Dracaena arborea 597; D. Draco 597; D. reflexa 597.
Drosera rotundifolia 690.
Dryandra 446.
Dryas chamaedrifolia 213; D. Drummondi 294; D. integrifolie 213 214; D. octopetala 213 294.
Dyaster 532.
Drymaria gracilis 355.
Ectoplasma 13.
Edwardsia grandiflora 244.
Eiweiss, actives 509; E., lebendes 509.
Elaeis 569 571; E. guineensis 438 592.
Elaeocarpus photinifolius 209.
Elaterentypus 50.
Elisanthe noctiflora 599 612.
Embothrium 218.
Empusa 519.
Encephalartos 300.
Enchylema 28.
Endodermis 613.
Endoplasma 13.
Endosporeae 136.
Endosporium 630.
Endotricheae 143.
Endyomena polymorpha 36 37 38.
Enerthenema 157; E. papillosa 43 157.
Enerthenemeen 157.
Entada 438.
Enteridium 139; E. violaceum 51 139.
Enteromyxa 113.
Enteromyxa paludosa 30 61 75 114.
Entwicklung der Arten u. Unterarten in continuirlichem Areal 212.
Entstehung von Lücken im System und Areal 203.
Entstehung, mono- oder polyphyletische 210.
Epacrideen 443.
Ephedra 300 597.
Epidendron ciliare 642.
Epipactis palustris 646.
Epiphyten 488.
Epiplasma 508.
Episporium 630.
Equisetaceen 605.
Equisetum 562; E. arvense 562.
Eranthis hiemalis 268 314.
Ericaceen 443.
Eriocauleen 446.
Ervum 569.
Eryngium 309.
Erysiphe communis 589.
Etiolin 555.
Euastrum 602.
Eucalyptus 446.
Eudorina 236.
Euglena 564 565 566; E. oxyuris 542.
Euglenaceen 590.
Eumycetozoën 131.
Euphorbia 515; E. Peplus 609; E. Pithyusa 354; E. splendens 579.
Euphorbiaceen 434 515 571.
Excretblasen 77.
Exine 630.
Exosporeae 173.
Exosporium 630.
Faba 569.
Fadenknäuel 531.
Fagus 221 447 601; F. Deucalionis 208; F. Feroniae 208; F. ferruginea 208; F. ferruginea fossilis 208; F. japonica 208; F. Sieboldi 208; F. sylvatica 606; F. sylvatica pliocena 208.
Farbstoffe, braune 75; F., gelbe 74; F., grüne 75; F., rothe 75; F., violette 75.
Farbstoffkörper 540.
Farbstoffkrystalle 551; F., Anisotropie 551; F., Verbreitung 552.
Farbstoffe der Mycetozoën 76; F., nicht krystallinische, 552.
Färbung, winterliche, 46 53.
Fegatella conica 634.
Ficus 600; F. elastica 514 601; F. martinicensis 309.
Flächenwachsthum 647 648 652.
Floren, Gesetzmässigkeit für die Umbildung der 192.
Florenelement, neotropisches 435; F., palaeotropisches 435.
Florenreich, antarktisches 449; F., australasisches 446; F., indisches, 439 447; F., innerasiatisches 454; F., mediterran-orientalisches 452; F., neotropisches 441; F. des mittleren Nord-Amerika 456; F., nordisches 457; F., ostafrikan. Insel- 439; F., ostasiatisches 455; F., südafrikanisches 445; F., tropisch-afrikanisches 437; F., tropisch-amerikanisches 441
Florenreiche 428; F., die australen 442; F., boreale 449; F., Feststellung des Beginns in d. Specialisirung der 189; F., Herausbildung der gegenwärtigen Verhältnisse 100; F., Herausbildung d., durch Klimawechsel und geologische Trennungen 187; F., tropische 432; F., Ueberblick über die Entwicklung der 412; F., Vertheilung der Ordnungen des Systems in den 459.
Florideen 547 569 642.
Foeniculum officinale 696.
Formen, endemische 205.
Frenela 223.
Fritillaria imperialis 530 532; F. persica 534.
Fruchtkörper 58; F., Bienenwabenform 61; F., Geflechtform 61; F. mit Hülle 61; F. mit einfacher Hülle 61; F., hüllenloser (nackt), 61; F., mit Rinde 61; F., Strauchform 61; F., Uebersicht des Vorkommens 58.
Fructification in Conidien 69; F. in nackten Fortpflanzungszellen 66.
Fucaceen 641.
Fuchsia 246.
Fucus vesiculosus 539.
Fuligo 149; F. varians 34 149.
Fusionsplasma, Bestandtheile 29; F., Bewegung 30; F., Dauer 31; F., Farbstoffe 30; F., Form, Grösse 30; F., Nahrungsaufnahme 31; F., Theilung 31; F., Vorkommen 32.
Fusionsplasmodium 25; F., Entstehung 25; F., Structur 28.
Galanthus nivalis 536.
Galipea macrophylla 604.
Gallertscheiden 624.
Galtonia 633; G. candicans 526.
Gattungsbegriff 264.
Geisseln 564.
Geranium sanguineum 636; G. striatum 636.
Gerbstoffe, mikrochemisch. Nachweis 608.
Gerüstsubstanz 28.
Gesneraceen 434.
Gesträuche, blattlose 480.

Gewächse, autotrophe, ohne Laubblätter 489; G., parasitische 486; G., saprophytische 489.
Gingko 301; G. adiantoïdes 207; G. biloba 227.
Globoide, Gestalt, Grösse, Isotropie, Verbreitung, Zusammensetzung, chemische der, 572.
Glaziovia 293.
Glycogenmasse 508.
Gnetum 200.
Goodeniaceae 486.
Grenzhäutchen 649.
Gramineen 605.
Grana 551 552.
Grevillea 218 446.
Grundmasse 501.
Guajacum officinale 595.
Guttulina 134; G. aurea 134; G. sessilis 134.
Guttulineae 132.
Gymnococcaceae 126.
Gymnococcus 126; G. Fockei 14 20 35 126; G. perniciosus 14 126; G. spermophilus 127.
Gymnospermen, Charaktere der, 299.
Gyrocarpus 438.
Haematochrom 566.
Hakea 446.
Halbsträucher 488.
Halimeda 599.
Hapaxanthische Gewächse 488.
Haplococcus 102; H. reticulatus 36 37 39 102.
Hartwegia comosa 561.
Heliconia 436; H. farinosa 617.
Helleborus 249 269; H. foetidus 630.
Hemerocallis flava 613.
Hemiarcyria 160; H. rubiformis 41 42 49; H. serpula 50 160.
Hemmungsbildungen 89.
Hepatica triloba 247.
Heracleum Sphondylium 695.
Hesperomannia 204.
Hibiscus reginae 634.
Hieracium elongatum 228; H. villosissimum 228; H. villosum 227.
Hippophaë rhamnoides 634.
Holzparasiten 488.
Holzpflanzen 487; H., blattlose 488.
Homalonema 436.
Hoya carnosa 614.
Humulus 606; H. Lupulus 515.
Hyacinthus 513; H. non scriptus 562.
Hyaloplasma 7 505.
Hyalotheca mucosa 546.
Hydrodictyon 517.
Hydrotropismus 83.
Hydrurus 599.
Hymenocallis 342; H. adnata 312.
Hymenomyceten 518 419.
Hypnocysten 90.
Hyporhamma reticulatum 160.
Hypochlorin 556, Reaction 556.
Hypothallus 41.
Hysterophyten 434.
Ignatia 641.
Imatophyllum cyrthantiflorum 516.
Impatiens parviflora 561.
Inflorescenz 311.
Innenhäutchen 649.
Intercellularsubstanz 627.
Interfilarmasse 505.
Intine 630.
Intussusceptionstheorie 586 647.
Iriarteen 436.
Iris Pseudacorus; I. xiphium 520 521.
Isoëtes 565.
Juncus 651.
Kalk, Ablagerung 72; K., Aufnahme 72; K., kohlensaurer 29; K., oxalsaurer 17.
Kalkkrusten 598.
Karyokinese 530.
Kentia sapida 443.
Kern 8.
Kerne, amöboide 95.
Kernfaden 531.
Kernfigur, achromatische 533; K., chromatische 531.
Kerngerüst 525; K. des fertigen Tochterkerns 533.
Kernkörperchen 523.
Kernmembran 522 525 533.
Kernsaft 524.
Kernverschmelzung 539.
Kerntasche 503.
Kerria japonica 597.
Kieselsäure 74 605.
Klebermehl 568.
Kleister 584.
Klima 482.
Klopstokia cerifera 615.
Knotennetztypus 47.
Korkzellen 613.
Körnchenplasma 7 505.
Kräuter 488; K., einjährige 488; K., zweijährige 488.
Krystalldrusen, Entstehung 596.
Lachnodes 204.
Lachnobolus 170; L. circinans 51.
Lactarius deliciosus 519.
Laminaria 665.
Lamproderma 156; L. arcyrioides 43 156; L. columbinum 157; L. physarioïdes 157; L. violaceum 156.
Längsspaltung d. Fadensegmente 534.
Lauraceen 434.
Langsdorffia 293.
Larix europaea 613.
Laternentypus 47.
Lathraea squamaria 525 578 579.
Lebermoose, Oelkugeln der 608.
Leguminosen 434.
Leitertypus 47.
Lemna 561.
Leocarpus 148; L. fragilis 41 148; L. verrucosus 28.
Lepidoderma 152; L. Carrestianum 43 57 152; L. tigrinum 43 73 79 152.
Leptomitus 509 523.
Leptophrys 109; L. vorax 13 14 17 18 109.
Leuciten 540.
Leucojum vernum 539.
Leukoplasten 540 546; L., Funktion 547; L., Gestalt 547; L. Verbreitung 547.
Libocedrus 222 223.
Licea 171; L. flexuosa 171.
Liceaceen 171.
Lilium candidum 525 536.
Limanform 14.
Lindbladia 172; L. effusa 61 172.
Lindenia vitiensis 318.
Linum usitatissimum 561.
Lipochlor 555.
Lipochrom 553.
Lithospermum 599; L. officinales 601.
Livistona australis 443.
Loganiaceen 434.
Lomatia 218.
Lonicera Xylostum 552.
Loranthus 623.
Lupinus Meteus 572 573.
Lycogala 166; L. epidendron 28 66 168; L. flavo-fuscum 8 50 59 66 167.
Lygodium 183.
Lycopodium annotinum 631; L. clavatum 272; L. inundatum 242.
Lythraceen 434.
Macrocysten 92.
Malpighiaceen 434.
Malva vulgaris 623.
Mammea 438.
Mamillaria elongata 632.
Mangroven 433.
Manihot grandiflora 352; M. laurifolia 352.
Marantaceen 436.
Marattia 602.
Marattiaceen 628 630.
Marcgraviaceen 442.
Marchantia 634.
Marchantiaceen 624.
Marsilia 565; M. macrocarpa 580; M. salvatrix 580.
Marsiliaceen 624.
Mastigomyxa 21; M. avida 8 10 11 66 85.
Mauritieen 436.
Maxillaria triangularis 549.
Medicago arborea 630.
Melanodendron 204.
Melastomaceen 434.
Membranbildung, simultane 645; M., succedaue 646.
Membranfaltungen 629.
Membranporen 629.

Membrantüpfel 629.
Membranen, verkorkte, chemische Constitution 611.
Menispermaceen 434.
Mercurialis perennis 353.
Mesembryanthenum 446.
Mesocarpus 542 677.
Metabolie 7.
Metakinesis 532.
Metaplasma 508.
Methode der Gewebespannung 693; M. plasmolytische 693.
Micellen 663.
Micellverbände 663.
Microcysten 90.
Microdictyon 517.
Microsomata 7.
Microsomen 504.
Microglossa 204.
Mirabilis longiflora 318.
Mnium 553.
Momordica Charantia 600; M. echinata 600.
Monadinae 99; M. azoosporeae 99; M., Substrate lebende der 4; M. zoosporeae 115.
Monadopsis vampyrelloides 36 209.
Monocotylen, Uebersicht d. Eintheilung 320.
Moose 488.
Moraceen 434.
Morchella esculenta 519.
Mucor 519.
Musa 436 571; M. Hillii 575; M. paradisiaca 595.
Muscineen 565.
Mycetozoën 564; M., Bestandtheile 70; M, chemische Wirkung ihres Plasma 88; M., Einfluss der Electricität 79; M., Einfluss des Lichtes 80; M., Einfluss der Schwerkraft 82; M., Einwirkung höherer Temperaturen 77; M., Einwirkung niederer Temperaturen 78; M., Formenkreis der 7; M., historische Uebersicht ihrer Systematik 95; M., hypertropische Wirkungen der 89; M., Schwärmer 78; M., Stellung der im System 1; M., Uebersicht ihrer Färbung 75; M., Verhalten gegen chemische Reagentien 87; M., Verhalten gegen Gase 84; M., Verhalten gegen Kohlensäure 87; M., Verhalten gegen mechanische Einwirkungen 83; M., Verhältniss der, zu den Monadinen 1; M., Verhalten gegen Sauerstoff 84; M., Schwärmer der Nahrungsaufnahme 10; M., Schwärmer, Theilung der 10 11; M., Schwärmerbildung, Verbreitung der 12.
Myriophyllum spicatum 628.
Myrsineen 434.
Myristica moschata 592.
Myrtaceen 434.
Myxastrum 113; M. radians 31 113
Myxanmoeben 35.
Myxodictyon sociale 32.
Myxomyceten 3 512 523.
Myxomycetes aplasmodiophori 131.
Nectarien 248.
Neottia nidus avis 449.
Nepenthaceen 435.
Nervation der Blätter 309.
Netztypus 44.
Neuseeland 448.
Niederschlagsmembranen 667.
Nitella 688.
Nuclein 527.
Nucleo-Hyaloplasma 523.
Nucleo-Microsomata 523.
Nucleolen 523 533.
Nucleolus, feinere Structur 524; N., Funktion 524; N., Grösse 524.
Nuphar 636.
Nymphaea 630.
Ochrosia coccinea 515.
Oedogonium 523 542 564.
Oeltropfen 558.
Oenothera biennis 649.
Oleaceen 434.
Olinia capensis 350.
Olpidiopsis 519 554; O. Saprolegniae 22.
Oncidium 552; O. janeirense 558; O. leucothilum 604.
Onobrychis montana 630.
Orchideen 433 561.
Ordnungen mit vorwiegend oder ausschliesslich australem Charakter 472; O., allgemein in der tropischen, australen und borealen Florenreichsgruppe verbreitet 461; O. mit vorwiegend oder ausschliesslich tropischem Charakter 469; O. in einzelnen Theilen zweier Florenreichsgruppen, auf Amerika und die alte Welt beschränkten tropisch-austral-boreal verbreiteten 466.
Ordnungsbegriff 271.
Ortegia hispanica 356.
Osmose, capillare 668; O., moleculare 668; O., diatagmatische 667.
Paeonia 269 569 570 571; P. officinalis 649.
Palmen 433 441.
Palmellaceen 517.
Pandaneen 433 441.
Pandanus utilis 340.
Pandorina 20 236.
Pandorineen 517.
Papaveraceen 515.
Paramylonkörner, ringförmige 590
Paramylum 17 29.
Paramylon, Entstehung, Gestalt, Structur 590.
Paranucleolus 536.
Paraplasma 505.
Pedicularis sylvatica 633.
Pelargonium clandestinum 221; P. cortusaefolium 221; P., grossularioïdes 221; P. multibracteatum 221; P. quinquelobatum.
Penicillium plaucum 519.
Penium 602.
Pentastemon 230.
Peperomia 696.
Perichaena 169; P. corticalis 51 91 92 169.
Perichaenaceae 169.
Perine 630.
Peritricheen 137; P., Stereonemata der 46.
Peronospora 519.
Persoonia 218.
Petalen 245.
Petrobium 204.
Peysonallia squamaria 547.
Peziza coerulea 519.
Pflanzen, celluläre 499; P., nicht celluläre 499.
Pflanzengeographie, biologische 482.
Pflanzenschleime 620.
Phaeophyceen 518.
Phajus 581; Ph. grandiflorus 520 521 547 583.
Phallus caninus 596.
Phanerogamen, phylogenetische Anordnung der Merkmale für die Eintheilung der 240.
Phaseolus 516; Ph. vulgaris 696.
Phoenix 436 439.
Phycochromacum 517 541.
Phycocyan 555.
Phycoerythrin 555.
Phycophaïn 555.
Phylica arborea 211.
Phyllocladus 300.
Phyllome 241.
Physareen 144.
Physarum 144; Ph. didermoides 39; Ph. leucophaeum 41 144; Ph. sinuosum 45 57 145; Ph. virescens 30 75 146.
Phytographie, Fortentwicklung, heutige 284; Ph., Geschichte 277; Ph. Verhältniss zur Systematik 275.
Pigmentbildung 74.
Pigmentzellen 77.
Pilobolus 573 596.
Pilularia 565.
Pinguicula 525.
Pinus 183; P. Cembra 207; P. Goethana 207; P. hepios 207; P. Laricio 207; P. montana 207; P. nigra 633; P. Palaeo-Cembra 207; P. Palaeo-Laricio 207; P. Palaeo-Strobus 207; P. Pinea 569 633; P. posttae-

diformis 207; P. Prae-Cembra 207; P. praepumilio 207; P. praesylvestris 207; P. praetaediformis 207; P. Pumilio 207; P. sylvestris 207 634 638 639.
Piperaceen 434.
Pisum sativum 579.
Plantago Psyllium 621.
Plasma 7; P., Schichten des 14; P., Structur des 28.
Plasmakörper 498; P., Aggregatzustand 685; P., Gestalt 503.
Plasmodien, Farbstoffe der 29; P., Form und Grösse 30.
Plasmodienstadium 22.
Plasmodiocarp 57; P., Uebersicht des Vorkommens 58.
Plasmodiophora Brassicae 66 129.
Plasmodiophoreae 129.
Plasmodium, Bewegungsfähigkeit 28; P., Dauer des 29; P., Nahrungsaufnahme des 31; P. Theilungsfähigkeit 31; P., Vorkommen bei anderen Organismen 31.
Plasmolyse 692.
Plastiden 540.
Plastin 510.
Platenia 293.
Pleone 663.
Podostemaceen 605.
Podocarpus latifolius 643.
Podosira Montagnei 542.
Polioplasma 505.
Polypodium ireoides 574.
Polysphondylium 136; P. violaceum 18 29 68 136.
Polytrichum 674; P. juniperinum 692.
Poren, gelöste, Entstehung, Function 638.
Portulaca grandiflora 613.
Pothos 597.
Primordialschlauch 502.
Primula farinosa 216; P. magellanica 216.
Pringlea antiscorbutica 449.
Protomoeba agilis 18; P. primitiva, 18.
Proteinkörner 569; P., Häutchen der 570.
Proteinkrystalle, Eigenschaften, krystallographisch., Gestalt 575; P., Quellung 576, Schichtung 577, Verhalten optisches, der, 577; P. in Zellkernen 525.
Proteinkrystalloide 557.
Proteinstoffe, active 508; P., Reserve- 508.
Protomonas 120; P. amyli 8 14 16 26 27 40 121 122; P. Huxleyi 124; P. primitiva 18; P. Schultzeana 18; P. Spirogyrae 55 123.
Protomyxa 128; P. aurantiaca 20 28 31 34 128.
Protoplasma 505.
Pseudoparenchym 656.
Pseudoplasmodium 23 24.
Pseudopodien 14.
Pseudospora 117; P. aculeata 117 P. Bacillariacaecum 120; P. maligna 8 10 120; parasitica 8 34 118.
Pseudosporeen 115.
Pseudosporidium 128; P. Brassianum 13 14 15 16 18 19 55 126.
Pulmonaria mollis 570.
Pyrenoide 544; P, Function 546 580; P., Verbreitung 545; P., Zusammensetzung 545.
Pyrola 526.
Phytium 539.
Quellungsmaximum 661.
Quellungsachsen 663.
Quellungscapacität 661; Aenderung der, 667.
Quercus 220 440; Qu. sessiliflora 635; Qu. suber 606.
Raillardia 204.
Ranunculus acer 248.
Raphia 436; R. vinifera 438.
Ravenala 436.
Redivive-Gewächse 488.
Reesia amoeboides 22.
Renealmia 436.
Restiaceen 446.
Reticularia 159; R. atra 159; R. lycoperdon 41 51 61 159.
Reticulariaceen 158.
Rhamnus Frangula 641.
Rhinanthus 599.
Rhizidium 519.
Rhizophoraceen 434.
Rhodophyceen 618.
Ricinus 569 571 575; R. communis 353 597 609.
Robinsonia 204.
Robinia Pseudocacia 603.
Ropala 218.
Rosettenträger 488.
Rozella 22 519 562.
Rubiaceen 434.
Ruppia 305.
Saccharomycos cerevisiae 517.
Saccharum officiarum 615 616.
Sagus 436.
Salisburia adiantifolia 207 301.
Salvia sylvestris 621.
Samen 251.
Sapindaceen 434.
Saponaria depressa 355.
Sapotaceen 434.
Saprolegnia 519 523 539 564 568.
Saprolegniaceen 591.
Sarsaparillwurzel 579.
Sauerstoff, Einwirkung auf Amöbenzustände 85; S., Einwirkung auf Dauerzustände 86: S., Einwirkung auf Plasmodienzustände 85; S., Einwirkung auf Schwärmer 85.
Schizomyceten 517.
Scitamineen 432.
Sclerotien 90.
Sclerotienbildung, Ursachen der 93
Scorzonera hispanica 514.
Selaginella 630.
Senecio crispatus 228.
Sepalen 245.
Sexualorgane 250.
Sieb-Felder, -Platten, -Poren, -Röhren 640.
Silene Cucubalus 596.
Silybum marianum 571 573.
Siphoneen 517.
Siphonocladus 517.
Sippen, Areale 415.
Sippenareale, einzelne discontinuirliche, 220.
Sippen, Umformungen bei Constanz der äusseren Verhältnisse 225; S., Spaltungen 225 226; S., Umformungen bei periodischem Wechsel der äusseren Verhältnisse 216; S., Ursprungsgebiete 421; S., Wanderungsfähigkeit 413.
Soja hispida 603.
Solaneen 434.
Solanum tuberosum 573 581 695; S. dulcamara 549 552.
Solitär 569.
Sorbus aucuparia 549 550; S. torminalis 514.
Sorghum bicolor 615 616.
Sorophoreae 131.
Spaltung in geographisch getrennte Repräsentationssippen 229.
Spannungen, hygroskopische 682; S., hygroskopische, Kreuzung der dynamisch wirksamen Zellen bei 683.
Sparganium 577; S. ramosum 576.
Spartina arundinacea 211.
Spathicarpa platyspatha 341.
Spathiphyllum 436.
Sphaerokrystalle, Entstehung 596; S. des Inulius 607.
Sphaeroplea 509 566; Sph. annulina 517.
Spielarten 263.
Spielformen 263.
Spinacia glabra 579.
Spindelfasern 533; S., Zahl der 535.
Spirem 531.
Spirogyra 506 509 523 525 535 689; S. setiformis 595.
Spirophora 101; Sp. radiosa 13 15 102.
Sporen 51; S., chemische Beschaffenheit 53; S., Colorit d. 53; S., Keimung 55; S., Reservestoffe 53.
Sporocyste, einfache, Entwicklung der 61.
Sporocysten, Bau 39; S., Columella 42; S., Entwicklung d.

Sporen 62; S., Hülle 39; S. Stiel 41.
Sporocystenhaut, Verdickungen 41
Spumaria 153; S. alba 45 47 59 183.
Spumariaceae 152.
Stärke, formlose oder lösliche 586
Stärkebildner 540 546.
Stärkeheerde 544.
Stärkekörner 556; S., Anisotropie 583; S., Entstehung und Wachsthum zusammen- und halb zusammengesetzter 588; halb zusammengesetzte 581; S., Kern der 580; S., Ursache der Schichtung 581; S., zusammengesetzte 579; S., Zusammensetzung, chemische 584.
Stärkeskelett 585.
Stammsucculenten 488.
Staphylea pinnata 520.
Statice 317.
Stauden 488.
Staurastrum 602.
Stemoniteen 154.
Stemonitis 154; S. ferruginea 62 155; S. fusca 75 135.
Sterculieen 434.
Stereonemata 43.
Stereonemeen 143.
Sternform 532.
Stipa pennata 636 684.
Strahlentypus 43.
Stratiotes aloides 634.
Strauchtypus 45.
Streifung 643.
Strelitzia 436; S. ovata 615 616; S. reginae 549 557.
Stroma 550 554.
Structur der Amoebenformen 13; S., feinere, des Kernfadens 534.
Strychnos 641.
Stuartia monadelpha 209.
Stufenfolge d. höheren Pflanzengruppen u. ihre Ausbreitung 176
Stylidiaeae 446.
Styraceen 434.
Suberio 611.
Syagrus 293.
Symphytum officinale 623.
System, Bedeutung der ontogenetischen Periode für das 235; S., natürliches, Begriff 233.
Tagmen 663.
Taxodium distichum 207.
Taxus 597 670.
Tephroseris rivularis 228; T. sudetica 228.
Terebinthinae 434.
Tertiärarten, Heraufreichen in d. Gegenwart von 207.
Tetramyxa 131; T. parasitica 51 66 131.
Thallophyten 574; Th., indirecte Kerntheilung bei den 537.
Thermotropismus 79.
Thuja 222.
Tilia 623.
Tilmadoche 148; T. mutabilis 44 141.
Tinnantia fugax 579.
Tochterkerne 532.
Tochterknäuelform 532.
Tolypothrix lanata 518.
Tonoplast 693.
Torenia asiatica 562; T. Fournieri 650.
Trachycarpus 225.
Trachymene 207.
Tradescantia 516; T. albiflora 561; T. discolor 594; T. pilosa 246; T. virginica 529 686.
Trapa natans 305.
Trichia 161; T. fallax 41 161; T. Jackii 49 162; T. varia 49 162.
Trichiaceen 159.
Trichilia 438.
Trientatis americana 230; T. europaea 230.
Tristicha hypnoides 604.
Trollius altaicus 230; T. americanus 230; T. asiaticus 230; T. europaeus 230; T. laxus 230; T. Ledebourii 230.
Tropaeolum aduncum 563; T. majus 569 622.
Trophoplasten 590.
Trophotropismus 84.
Tubulifera 173; T. umbrina 173.
Tubulina 172; T. cylindrica 51 59 61 172; T. effusa 173; T. fragiformis 172; T. stipitata 42 T. umbrina 61.
Tüpfel, einfache 635, gehöfte 635, rundliche 636, spaltenförmige 636, verzweigte 636.
Tüpfelhof 637.
Tüpfelschliesshaut 635 637; T., Margo 637, Torus 637.
Turgor 692.
Turgorkraft, Analyse der 693.
Ulmus campestris 601.
Ulva bullosa 542.
Ulvaceen 517.
Umänderungsbedingungen für Organisation und Wohnort 184.
Urania 436:
Uredineen 566.
Urospermum 242.
Urospora 567.
Urtica dioica 575; U. nivea 600; U. urens 515 526 529.
Urticaceen 599 605.
Usnea 674.
Ustilagineen 519.
Utricularia 305 526.
Vaccinium Myrtillus 264; V. Oxycoccos 264; V. stamineum 265; V. uliginosum 264; V. Vitis Idaea 264.
Vacuolen 9 498; V., Entstehung der 502 606.
Vallisneria 317.
Valonia 517.
Vampyrella 103; V. Gomphonematis 108; V. multiformis 107; V. pedata 41 106; V. pendula 13 37 40 105; V. polyblasta 108; V. Spirogyrae 14 20 37 40 104; V. variabilis 27 37 106.
Vampyrellidium pallidum 73 100; V. vagans 55 90 100.
Vaucheria 517 518 542 564 688; V. sessilis 558.
Verbenaceen 434.
Verbindungsfäden 645.
Vegetation, Fortdauer der Entwicklung 177.
Vegetationsklassen 481.
Vegetationszonen der Erde 493.
Vernonia 204.
Veronica triphyllos 633.
Vicia 569: V. Faba 516.
Victoria regia 516.
Vielhautbildung 39.
Vinca major 644; V. minor 515.
Viola 575.
Viscum 623; V. album 648.
Vitis 569 571; V. vinifera 572.
Vochysiaceen 442.
Vollzellbildung 654.
Wachsthum, actives der Zellmembran 698.
Wachsüberzüge, Entwicklung 617 W., in Körnchen 614, in Krusten 615, in Stäbchen 616.
Welwitschia 300 597; W. mirabilis 438.
Werth der Sippenbegriffe subordinirten Ranges 255.
Widdringtonia 223.
Wielandia elegans 314.
Wimpern 564.
Woodsia glabella 183; W. hyperborea 183.
Woronina 22 519 564.
Xantholeuciten 540.
Xanthorrhoea 446.
Xanthosia 217.
Xyrideen 446.
Zea Mays 579.
Zellbildung bei den Ascomyceten 655; Z., freie, im Embryosack 655; Z., bei den Sphaeroplea 655.
Zellen, anorganische 668; Z., künstliche 668.
Zellflächen 656.
Zellfusion 654 656.
Zellkern, chemische Beschaffenheit 526; Z., Funktion 521; Z., Gestalt 520; Z., Grösse 520; Z., Nachweis 511; Z., Volumänderungen 521.
Zellkerne, Verbreitung bei den Thallophyten 516; Z., direkte Theilung 528; Z., Fragmentation 528; Z., indirekte Theilung 530; Z., Neubildung 527; Z.,

Verbreitung der, bei den Cormophyten 514.
Zellkörper 656.
Zellmembran, Aufnahme von Wasser, von gelösten Stoffen durch die 679 680; Z., Dehnbarkeit 663; Z., Festigkeit 663; Z., Tragfähigkeit 663.
Zellplatte 645.
Zellsaft, Constitution, chemische 607.
Zelltheilung 654; Z. bei Basidiomyceten 656; Z. bei Conferva 656; Z. bei Diatomaceen 656; Z. bei Spirogyra 655.
Zellverjüngung 654; Z. bei den Peronosporeen 655; Z. bei den Pollenzellen 654; Z. bei den Spermatozoiden 655.
Zellverschmelzung 656; Z. bei den gegliederten Milchröhren 657; Z. bei Tracheen 657; Z. bei Plasmodien 657.
Zellwände, anticline 699; Z., pericline 699; Z., rechtwinklige Schneidung 699; Z., excentrisch verdickte 631.
Zingiberaceen 436.
Zoocysten 33; Z., amöbenbildende, Art der Entleerung 38; Z., amöbenbildende, Bau 36; Z., amöbenbildende, Entleerung 38; Z., amöbenbildende, Grösse 36; Z., amöbenbildende, Gestalt 36; Z., amöbenerzeugende 33; Z., amoebipare 37; Z., sporenbildende 33 34; Z., sporenbildende, Art der Entleerung 35; Z., Zoosporen bildende, Gestalt, Grösse 35; Z., Zoosporen bildende Struktur 34.
Zoocystencysten, Gestalt der amöbenbildenden 36.
Zygnema 542 624.
Zygnemaceen 517 624.

Breslau, Eduard Trewendt's Buchdruckerei (Setzerinnenschule).

New York Botanical Garden Library
3 5185 00244 2034